

# Zoologischer Anzeiger

11. Supplementband

Verhandlungen

der

Deutschen

Zoologischen Gesellschaft E. V.

auf der

40. Jahresversammlung in Gießen  
vom 4. bis 6. Juli 1938

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. C. APSTEIN

Schriftführer der Gesellschaft

Mit 138 Abbildungen im Text



Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1938

Ausgegeben im November 1938

Printed in Germany

Verh. Dtsch. Zool. Ges. 40  
Zool. Anz. Suppl. 11

Mitmarschieren  
Miteinsetzen  
Mitarbeiten  
Mitschaffen  
Mithelfen  
gibt Mitsorgen  
**Freude**

II. 4

Werde Mitglied der NSV



COMMONWEALTH BUREAU OF AGRICULTURAL  
PARASITOLOGY (HELMINTHOLOGY),

WINCHES FARM,

395, HATFIELD ROAD,

ST. ALBANS, HERTS.

# Zoologischer Anzeiger

Gegründet von  
**VICTOR CARUS**

Fortgeführt von  
**EUGEN KORSCHOLT**

Herausgegeben von  
**BERTHOLD KLATT**  
Professor an der Universität Hamburg

Zugleich  
Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

11. Supplementband



---

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1938



**Verhandlungen**  
der  
**Deutschen**  
**Zoologischen Gesellschaft E. V.**

auf der  
**40. Jahresversammlung in Gießen**  
**vom 4. bis 6. Juli 1938**

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von  
**Prof. Dr. C. APSTEIN**  
Schriftführer der Gesellschaft

Mit 158 Abbildungen im Text



---

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1938





# 40. Jahresversammlung in Gießen

vom 4.—6. Juli 1938.

## 1. Anwesende.

*Vorstand:* Prof. Dr. A. HASE (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. M. RAUTHER (Stuttgart), Prof. Dr. U. GERHARDT (Halle a. S.), Prof. Dr. F. SEIDEL (Berlin), Prof. Dr. C. APSTEIN (Berlin), Schriftführer.

*Mitglieder:* Prof. Dr. F. ALVERDES (Marburg a. L.), Prof. Dr. W. E. ANKEL (Gießen), Prof. Dr. W. ARNDT (Berlin), Dr. habil. F. BROCK (Hamburg), Dr. E. DIEBSCHLAG (Marburg a. L.), Prof. Dr. H. ERHARD (München), Prof. Dr. B. FARKAS (Szeged), Dr. K. FREUDENSTEIN (Marburg a. L.), Dr. R. FRITSCH (Würzburg), Prof. Dr. J. v. GELEI (Szeged), Dr. M. GERSCH (Leipzig), Prof. Dr. H. GIERBERG (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. W. GOETSCH (Breslau), Dr. H. GRAUPNER (München), Prof. Dr. C. HEIDERMANNS (Bonn), Dr. W. HERRE (Halle a. S.), Prof. Dr. K. HERTER (Berlin), Prof. Dr. R. HESSE (Berlin-Frohnau), Prof. Dr. G. C. HIRSCH (Utrecht), Dr. A. KEIL (Berlin), Dr. E. KESSEL (Gießen), Prof. Dr. B. KLATT (Hamburg), Dr. A. KOCH (Breslau), Dr. F. KRÜGER (Münster), Dr. I. KRUMBIEGEL (Dresden), Dr. habil. W. KUHL (Frankfurt a. M.), Dr. W. LUDWIG (Halle a. S.), Dr. S. MAHDIHASSAN (Leipzig), Prof. Dr. O. MATTES (Marburg a. L.), Prof. Dr. E. MERKER (Gießen), Dr. R. MERTENS (Frankfurt a. M.), Dr. M. B. MIRZA (Aligarh), Dr. N. PETERS (Hamburg), Dr. O. PFLUGFELDER (Jena), Prof. Dr. E. REICHENOW (Hamburg), Dr. E. RIES (Leipzig), Dr. L. RODEWALD (Cernăuți), Prof. Dr. W. SCHAUDER (Gießen), Prof. Dr. C. SCHLIEFER (Marburg a. L.), Prof. Dr. W. J. SCHMIDT (Gießen), Dr. E. SCHWARZ (Berlin), Prof. Dr. H. J. STAMMER (Breslau), Frl. Dr. M. STANISLAUS (München), Prof. Dr. O. STEINBÖCK (Innsbruck), Geh.-Rat Prof. Dr. O. ZUR STRASSEN (Kronberg), Dr. O. STREBEL (Zweibrücken), Prof. Dr. E. STRESEMANN (Berlin), Dr. R. THOST (Berlin), Prof. Dr. H. WACHS (Dresden-Loschwitz), Prof. Dr. R. WETZEL (Berlin), Dr. TH. WOHLFAHRT (Würzburg). Zusammen 56 Mitglieder.

*Gäste:* Frau ALVERDES (Marburg a. L.), Frau ANKEL (Gießen), Prof. Dr. BÜRKER (Gießen), Dr. GUSTAV DOSSE (Berlin), Frl. Cand. EIGENBRODT (Gießen), Prof. Dr. G. FUNK (Gießen), Frau K. GIERSBERG (Frankfurt a. M.), Frl. Dr. ELISABETH GÖTZE (Gießen), Frau GRAUPNER (München), Frau Dr. HARDERS-STEINHÄUSER (Gießen), Frau HERTER (Berlin), Frau KUHLE (Frankfurt a. M.), Frl. Cand. IRM. LANZ (Gießen), Frau LUDWIG (Halle a. S.), Frau MERTENS (Frankfurt a. M.), Frl. M. H. MÜLBERGER (Gießen), Dr. NEUHAUS (Erlangen), Frl. OBOUSSIER (Hamburg), Stud. rer. nat. PETERLER (Gießen), Dr. PHILIPP (Gießen), Dr. L. E. R. PICKEN (Cambridge), Frl. Cand. HILDE PIEPER (Gießen), F. Portig (Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig), Dr. H. REINHARD (Stettin), Prof. Dr. REINHOLT (Gießen), Frau REINHOLT (Gießen), Frau M. RODEWALD (Cernăuți), Dr. W. SCHÄFER (Wilhelmshaven), Dr. A. SCHULZ (Gießen), ORTWIN SENDLER (Frankfurt a. M.), Dr. KURT SGONINA (Berlin), SPOHR (Akademia, Berlin), Frl. Dr. MARGARETE STOSSBERG (Göttingen), Frl. STRESEMANN (Loheland), OSKAR WAGNER (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. WEIDENBACH (Gießen), Prof. Dr. WEITZ (Gießen), Dr. DIETRICH WILKE (Berlin), Prof. Dr. E. WITSCHI (Iowa City), Dr. W. WINDECKER (Cottbus).  
Zusammen 40 Gäste.

## 2. Tagesordnung.

Zugleich eine Übersicht über den Verlauf der 40. Jahresversammlung in Gießen 1938.

### *Sonntag, den 3. Juli:*

18 Uhr: Vorstandssitzung im Zoologischen Institut  
Vorstand und Herr Prof. SCHMIDT.

20.30 Uhr: Empfangsabend im Studentenhaus, Leihgesternerweg 16. Begrüßungen durch den 2. Bürgermeister Herrn Prof. Dr. HAMM, den Dekan der Philosophischen Fakultät, Stellvertreter des Rektors Herrn Prof. Dr. GERTHSEN und Oberregierungsrat Herrn Dr. LEIP, Vertreter des Reichsstathalters in Hessen, für die der Vorsitzende Herr Prof. HASE dankte.

### *Montag, den 4. Juli:*

9–13 Uhr: 1. Sitzung im Hörsaal des Physiologischen Instituts, Friedrichstraße 24. Ansprachen des Vorsitzenden Herrn Prof. HASE (siehe 3a) und des örtlichen Fachver-



treters Herrn Prof. SCHMIDT (siehe 3b). Bericht des Schriftführers (siehe 4a).

1. Referat: W. E. ANKEL (Gießen): Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden.

Vorträge 1-3: F. ALVERDES, K. HERTER, J. v. GELEI

Herr Prof. ALVERDES macht Mitteilung über und ladet zum Besuch der Marburger Festspiele ein.

Für die Damen der Teilnehmer wurde um 10 Uhr mit städtischen Kraftwagen eine Rundfahrt durch die Stadt und ein Besuch des Gleiberges veranstaltet. Abfahrt am Physiologischen Institut. (Einladung der Stadt Gießen.)

15-17 Uhr: 2. Sitzung, ebenda.

Vorträge 4-8: C. HEIDERMANNS, G. C. HIRSCH, A. KEIL, E. REICHENOW, R. WETZEL.

17.45 Uhr: Abfahrt mit Kraftwagen auf den Schiffenberg (Fahrpreis für Hin- und Rückfahrt RM 0.80). Hier Gelegenheit zum Kaffeetrinken. Anschließend Erklärung der Kloster-Ruine durch Herrn Prof. Dr. RAUCH und Spaziergang, der des Regens wegen aufs äußerste beschränkt wurde.

20 Uhr: Gemeinsames Abendessen auf dem Schiffenberg (Preis RM 1.50).

### *Dienstag, den 5. Juli:*

8-9 Uhr: Besichtigung des Zoologischen Instituts, Bahnhofstr. 84.

9-13 Uhr: 3. Sitzung im Physiologischen Institut.

Geschäftliches: Der nächstjährige Versammlungsort (siehe 4b); Berichte über »Tierreich« und Zoologischer Bericht (4c-d).

2. Referat: H. J. STAMMER (Breslau): Ziele und Aufgaben ökologisch-tiergeographischer Untersuchungen in Deutschland.

Photographische Aufnahme der Mitglieder und Gäste, die am gestrigen Tage des Regens wegen ausfallen mußte.

Vorträge 9-12: B. FARKAS, O. PFLUGFELDER, M. GERSCH, W. LUDWIG.

Für die Damen (Treffpunkt 10 Uhr Brandplatz): Besichtigung des Oberhessischen Museums, Führung durch Herrn Dr. RICHTER. Anschließend 11.30 Uhr Besichtigung des Botanischen Gartens. Führung durch Herrn Prof. Dr. KÜSTER.

14.40–16.30 Uhr: 4. Sitzung im Hörsaal des Physiologischen Instituts.

Filme und Vortrag 13–17: Filme von Frl. M. STANISLAUS, E. STRESEMANN, G. M. MIRZA, W. KUHLE; Vortrag und Lichtbilder: N. PETERS.

17.01 Uhr: Abfahrt vom Bahnhof Gießen nach Nauheim (Preis für Hin- und Rückfahrt RM 2.20). Besichtigung der Kuranlagen (Führung durch die Kurdirektion) und des Kerckhoff-Instituts (Führung).

20 Uhr: Gemeinsames Abendessen im Staatlichen Teichhaus (Preis RM 1.50). Rückkehr nach Gießen 23.15 Uhr. Ankunft in Gießen 23.40 Uhr.

*Mittwoch, den 6. Juli:*

8 Uhr: Besichtigung des Zoologischen Instituts des Forstinstituts (Prof. E. MERKER).

9–12.40 Uhr: 5. (Schluß-)Sitzung im Hörsaal des Physiologischen Instituts. Geschäftliches (siehe 4e). Vorträge 18 bis 25: I. KRUMBIEGEL, E. MERKER, S. MAHDIHASSAN, A. KOCH, L. RODEWALD, H. FRITSCH, E. KESSEL, F. KRÜGER. Schlußwort des Vorsitzenden. — Für die Damen Besichtigung des Liebig-Museums (Führung: Herr Prof. Dr. BEHAGHEL). Treffpunkt 10.30 Uhr Liebig-Museum, Liebigstraße.

13 Uhr: Gemeinsames Mittagessen im Hotel Schütz, Bahnhofstraße (Preis RM 2.—).

14.30 Uhr: Abfahrt vom Hotel Schütz mit Kraftwagen nach Wetzlar (Fahrpreis für Hin- und Rückfahrt RM 2.—).

15.15–18 Uhr: Besichtigung der Leitz-Werke, Führung durch Herrn Dr. LEITZ und seine Mitarbeiter. Vortrag über die neuere Entwicklung der Farbenphotographie und ihre Anwendung für wissenschaftliche Zwecke. Anschließend ein Imbiß, dargeboten von den Optischen Werken E. LEITZ. Rückfahrt nach Gießen mit Kraftwagen.

*Donnerstag, den 7. Juli:*

Ausflug mit Kraftwagen in den Vogelsberg. Preis der Fahrt ohne Verpflegung RM 3.20. Mittagessen auf dem Hoherodzkopf. Abendessen in Bad Salzhausen. Abends Rückkehr nach Gießen.



Während der Tagung fanden im Ausstellungsraum des Physiologischen Instituts Vorführungen der neuesten Erzeugnisse der Optischen Werke von E. LEITZ-Wetzlar und C. ZEISS-Jena statt, sowie eine Auslage von Werken und Prospekten der AKADEMISCHEN VERLAGSGESELLSCHAFT-Leipzig.

### 3. Ansprachen.

3a. Der Vorsitzende Herr Prof. Dr. A. HASE eröffnet die Versammlung mit folgender Ansprache:

Hochverehrte Anwesende!

Liebe Gäste!

Werte Fachgenossen!

Kraft des mir übergebenen Amtes eröffne ich im Namen des Vorstandes die 40. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft! Alle heiße ich willkommen und allen danke ich für ihr Kommen.

Für die herzlichen Worte der Begrüßung, mit denen uns die Vertreter der hessischen Landesregierung, der Universität und der Stadt Gießen empfangen haben, danke ich im Namen aller Mitglieder der Deutschen Zoologischen Gesellschaft aufs beste. Ebenso gilt unser aller Dank Herrn Prof. Dr. med. BÜRGER als Hausherren, da er uns sein schönes Institut mit seinen vielfachen und modernen Einrichtungen für unsere Tagung zur Verfügung stellte.

Besonders freuen wir uns, daß wir Gäste und Mitglieder unter uns sehen, die aus dem Auslande und aus der Ostmark gekommen sind.

Bereits einmal wählte die Deutsche Zoologische Gesellschaft Gießen zu ihrem Tagungsorte, es war dies 1902 anlässlich der 12. Jahresversammlung, die unter dem Vorsitz von C. CHUN tagte. Nach 36jähriger Pause finden wir uns dank der freundlichen Einladung von Herrn Kollegen W. I. SCHMIDT wiederum in Gießen zusammen, um durch gegenseitiges Kennenlernen, durch Vorträge, verbunden mit zeitgemäßen technischen Lichtbildvorführungen, durch Aussprache und offene Kritik die zoologische Wissenschaft zu fördern. Mit Gießen sind zoologische Namen von besonderem Rufe verknüpft. Hier wirkte CARL VOGT, bis ihn 1849 die politischen Verhältnisse zwangen, Deutschland zu verlassen. Hier lehrte 19 Jahre lang R. LEUCKART, der das alte, zoologische Cabinet zu einem zoologischen Institute erhob, und der einer der

Begründer wissenschaftlicher Parasitenkunde ist. Durch seine klassischen Leistungen in der Mitte des vorigen Jahrhunderts hob und festigte er das Ansehen der Deutschen zoologischen Forschung in aller Welt. Die Bedeutung LEUCKARTS erkannten die Fachkollegen seiner Zeit willig an, denn als nach der Begründung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft der Vorsitz erstmalig zu vergeben war, legten sie ihn in LEUCKARTS Hände, und er war das erste Ehrenmitglied der Gesellschaft. Wohlbekannt sind die Namen von H. LUDWIG, SPENGLER und BECHER, welche in neuerer Zeit die Zoologie an hiesiger Universität vertreten haben, und mancher von Ihnen war Schüler einer der Genannten.

Dem Gebrauche gemäß habe ich Ihnen vom Leben der Gesellschaft während des vergangenen Jahres Bericht zu erstatten. In Treue gedenken wir zunächst der Toten, die während des verflossenen Jahres von uns gegangen sind, und wir danken ihnen über das Grab hinaus für die treue, vielfach jahrzehntelang gehaltene Mitgliedschaft. Es verstarben:

Am 27. August 1937 LORD WALTHER ROTHSCHILD, dessen Museum Tring einen wohlverdienten Weltruf genießt, und das auch viele deutsche Zoologen aufs kräftigste unterstützt und gefördert hat;

Am 3. Oktober 1937 RICHARD HERTWIG, unser Ehrenmitglied. Der Name RICHARD HERTWIGS besagt uns allen etwas Besonderes, da wir alle gleichsam zu seinen Füßen als Lernende gesessen haben. Es gibt wohl keinen deutschen Zoologen, der nicht irgendwie das Lehrbuch RICHARD HERTWIGS zu Rate gezogen und vielfach zur Grundlage seines zoologischen Wissens gemacht hätte. Nicht nur seine spezielleren Schüler, sondern wir alle schulden ihm Dank dafür, was er jedem einzelnen von uns und der Zoologie überhaupt durch seine bahnbrechenden Arbeiten gegeben hat;

Am 7. November 1937 LUDWIG PLATE, der ERNST HAECKEL im Amt gefolgt ist. Mit ihm ging der letzte, reine Darwinist und unentwegte Anhänger der Abstammungslehre in DARWINscher Fassung aus unserer Mitte. Seine Gedanken über das darwinische Selektionsprinzip legte PLATE auf der 9. Tagung unserer Gesellschaft (1899 in Hamburg) dar, und in unveränderter Form hat er sie bis zu seinem Lebensende verfochten;

Am 19. Dezember 1937 PAUL MARTIN, welcher an hiesiger Universität die Tieranatomie gelehrt hat, und dem dieses Sondergebiet bedeutsame Arbeiten und ein grundlegendes Lehrbuch verdankt;



Am 5. März 1938 ADALBERT SEITZ, dessen Name so lange genannt werden wird, so lange es Schmetterlingssammler gibt. Das Riesenwerk »Die Großschmetterlinge der Erde« ist für immer mit seinem Namen verknüpft. Mit ihm ist einer der ganz großen Systematiker der Lepidopterologie von uns gegangen;

Am 27. April 1938 GUSTAV TORNIER, kurz vor seinem 80. Geburtstag. Seine Verdienste liegen auf dem Gebiete der Herpetologie, und seine temperamentvollen Auseinandersetzungen über richtige bzw. falsche Aufstellung fossiler Saurier sind uns noch in guter Erinnerung;

Am 19. Mai 1938 BRUNO EGGERT. Noch jung an Jahren beendete ein schweres Herzleiden seine Laufbahn. Seine ersten Leistungen berechtigten zu schönen Hoffnungen;

Am 18. Juni 1938 WALTER STEPELL, nachdem er kurz vorher sein Lehrbuch der tierischen Parasiten veröffentlicht hat. Sein didaktisch und methodisch wohlgelungenes Lehrbuch der Zoologie wird seinen Namen noch lange lebendig erhalten, und in ihm haben wir einen Vorkämpfer für Einführung vergleichend physiologischen Unterrichtes in der Zoologie;

Am 22. Juni 1938 KARL MATZDORF, der jahrzehntelang zoologische Kenntnisse seinen Schülern vermittelte und durch lebendigen Vortrag in jungen Köpfen Interesse für unsere Wissenschaft erweckte.

Ich bitte zu Ehren und zum Gedenken unserer Toten sich von den Sitzen zu erheben. —

Nachdem wir der Toten gedacht, gilt es der anderen, die zu hohen Jahren gekommen sind, ebenfalls zu gedenken.

Zum 70. Geburtstage wurden an die Herren Professoren DRIESCH (Leipzig), LORENZ MÜLLER (München), BORGERT (Bonn) Glückwunschschreiben gesandt und Herr Professor RICHARD HESSE wurde an diesem Tage auf gemeinsamen Beschluß zum Ehrenmitglied der Deutschen Zoologischen Gesellschaft ernannt mit einer Urkunde folgenden Wortlautes:

#### Ehrenurkunde

Die Deutsche Zoologische Gesellschaft ernennt hiermit Herrn Prof. Dr. RICHARD HESSE zu ihrem Ehrenmitgliede in besonderer Anerkennung seiner unvergänglichen Leistungen auf dem Gebiete der Ökologie, Tiergeographie und Sinnesphysiologie.

Berlin-Dahlem, den 20. Februar 1938.

Im Namen des Vorstandes: gez. HASE.

Zu ihrem 80. Geburtstage konnten wir den Herren Professoren PINTNER (Wien), KÖNIG (Bonn) und HENKING (Berlin) Glückwünsche darbringen.

Möge den Jubilaren noch manches Jahr bei bester Gesundheit beschieden sein, um der wohlverdienten Ruhe zu pflegen!

Am 24. Mai 1938 feierte die Linnean Society of London ihr 150jähriges Bestehen. Der freundlichen Einladung an der Feier teilzunehmen, konnten wir aus äußerlichen und leicht begreiflichen Gründen nicht Folge leisten. Eine Glückwunschadresse ist übersandt worden, die folgenden Wortlaut hatte: »Der Linnean Society of London bringt zur Feier ihres 150jährigen Bestehens die Deutsche Zoologische Gesellschaft die herzlichsten Glückwünsche dar. Seit ihrer Gründung hat die Linnean Society of London an der Förderung naturwissenschaftlicher, besonders biologischer Erkenntnisse und Fortschritte den ruhmvollsten Anteil und mit Recht wird ihr Name in der gesamten wissenschaftlichen Welt mit höchster Achtung genannt. Möge es daher der Linnean Society of London vergönnt sein, auch künftighin weiter Erfolge auf allen von ihr geförderten Gebieten der Wissenschaft zu erringen! In diesem Streben fühlt sich die Deutsche Zoologische Gesellschaft aufs engste mit der Linnean Society of London verbunden. Die Deutsche Zoologische Gesellschaft: HASE, z. Zt. Vorsitzender.«

Die Genannten haben der Gesellschaft ihren Dank in herzlichen Worten zum Ausdruck gebracht.

Wie Ihnen, verehrte Anwesende, bekannt ist, hält die Deutsche Zoologische Gesellschaft jetzt ihre 40. Jahresversammlung ab. Am 29. Mai 1890 wurde die Gesellschaft in Frankfurt a. M. gegründet, so daß in 2 Jahren das 50jährige Bestehen der Würde und dem Ansehen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gemäß festlich begangen werden kann. Aber bereits jetzt, anlässlich der 40. Jahresversammlung sei es mir gestattet, eine kurze geschichtliche Rückschau zu halten und auf einige Ausführungen hinzuweisen, die in den ersten Versammlungen gemacht worden sind, da ich die Auffassung habe, daß man auch aus dem geschichtlichen Werdegang etwas lernen kann. Ich kann mich sogar des Eindrucks nicht erwehren, als würden geschichtliche Tatsachen zur Zeit zu wenig beachtet. So mag es kommen, daß bisweilen Ideen und Meinungen als vollkommen neu vertreten werden, die in Wirklichkeit schon ziemlich alt sind; einzig und allein aus dem Grunde, weil die Vertreter angeblich funkelneuer Ideen in

ihrem Drange, Neues zu bringen, vergessen haben, den vorhandenen Bestand an Wissen zu überprüfen. — Es ist nicht meine Absicht, die Geschichte der vergangenen 39 Jahresversammlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft hier vorzutragen. Nur von den drei ersten Sitzungen und der ersten Gießener Sitzung möchte ich einige Ausführungen der damaligen Vorsitzenden ins Gedächtnis zurückrufen, da diese heute noch volle Gültigkeit haben.

Die erste Jahresversammlung fand vom 2. bis 4. April 1891 zu Leipzig unter dem Vorsitz von LEUCKART statt; sie war von 35 Mitgliedern und 4 Gästen besucht. In seiner Eröffnungsansprache wies LEUCKART darauf hin, daß auf OKENS Veranlassung hin 1822 erstmalig die deutschen Naturforscher zusammentraten, um Gedankenaustausch zu pflegen. Der herrschende politische Druck damaliger Zeit verbot vielfach Namen der Teilnehmer zu nennen. Man mußte die Öffentlichkeit scheuen aus Furcht vor Metternichscher Reaktion, die in jeder Zusammenkunft eine staatsgefährliche Handlung sah.

»Und heute —« fährt LEUCKART fort, ich benutze seine eigenen Worte:<sup>1</sup> »Welch ein Gegensatz! Nicht bloß, daß wir unter dem Schutze einer erleuchteten Regierung frei und bei offenen Türen uns bewegen, daß wir in einem Universitätslokale unseren Vereinszwecken nachgehen und die Hilfsmittel dieser Universität für uns benutzen — wir tagen in einer Stadt des neu erstandenen deutschen Reiches, im Mittelpunkt eines politisch geeinten Deutschlands, das, früher kaum mehr als ein geographischer Begriff, heute durch seine Macht und den Einfluß, den es ausübt, unter den Staaten Europas die erste Stelle einnimmt.« LEUCKART kennzeichnet dann noch die Anfänge der Zoologie ohne Mikroskop und ohne Mikrotom. Er betont den Wert deskriptiver Zoologie, da von dieser Grundlage aus sich die Gebiete am zwanglosesten entwickeln. Aber, fährt er fort: »Die Herrschaft der descriptiven Naturwissenschaften ist vorüber. Nicht, daß wir der Untersuchung und Feststellung des Thatsächlichen jemals entbehren könnten. Wir bedürfen der empirischen Unterlage heute sogar in größerer Breite und Tiefe als früher, aber wir sind uns bewußt, daß diese Tatsachen, statt den Inhalt unsere Wissenschaft zu erschöpfen, bloß die Substanz abgeben, aus der erst die letztere durch weitere Arbeit hervorgeht. — Und diese Wandlung verdankt unsere Zoologie der Erkenntnis, daß die Objekte, an welche dieselbe anknüpft, nirgends

<sup>1</sup> Vgl. Verh. Dtsch. Zool. Ges. a. d. 1. Tagung zu Leipzig 1891, S. 4.



jene ruhenden Größen sind, als welche sie den früheren Forschern erschienen, sondern Träger von Vorgängen, die einander ergänzen und in zweckmäßigster Weise zur Erhaltung des Ganzen zusammenwirken.«<sup>2</sup>

Bereits auf der 1. Versammlung gab die Deutsche Zoologische Gesellschaft einen Beweis ihrer Stoßkraft, indem eine Immediat-eingabe an den deutschen Kaiser beschlossen wurde, des Inhaltes: auf der damals neu erworbenen Insel Helgoland eine biologische Station zu errichten. Wir alle wissen, welche biologischen Einrichtungen heute in Helgoland vorhanden sind und welche Fülle hochbedeutsamer Arbeit dort bereits geleistet wurde. Viele der älteren Kollegen werden aus eigener Anschauung noch die ersten Anfänge der Helgoländer Station kennen, aber viele der jüngeren werden nicht wissen, daß der Beschluß, diese wissenschaftliche Arbeitsstätte zu schaffen, eine der ersten Taten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft nach außen war. Von den Mitgliedern, die an der 1. Jahresversammlung 1891 teilnahmen, leben heute nur noch BRANDES, GROBBEN und HENKING, dem wir vor kurzem zum 80. Geburtstage Glückwünsche bringen konnten, F. SARASIN und SCHUBERG. BÜTSCHLI hielt auf dieser Versammlung ein großes Referat »Über die Struktur des Protoplasmas«, und von den anderen Teilnehmern an der Versammlung sprach HENKING »Über plasmatische Strahlungen« und SCHUBERG »Über den Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen«. Die sonstigen Redner waren SIMROTH, SPENGEL, ZSCHOKKE, SEITZ, LEUCKART, MARSHALL, PLATE. — Eine weitere wichtige Angelegenheit, die später der Gesellschaft oft große Schwierigkeit bereitet hat, ist auf der ersten Jahresversammlung beschlossen worden, nämlich: »Regelung der Nomenklatur« und die Bearbeitung der »Species animalium recentium«, woraus sich dann die Unternehmungen entwickelt haben, welche Ihnen heute unter den Bezeichnungen »Das Tierreich« und »Nomenclator« bekannt sind. Es hat seinerzeit nicht an Stimmen gefehlt, welche auf die außerordentlichen Schwierigkeiten der Verwirklichung hingewiesen haben, vor allen Dingen war dies DÖDERLEIN, der auf Grund seiner großen systematischen Kenntnis wohl wußte, wie schnell man ein derartiges Unternehmen zwar beschließen, wie schwer man es aber in befristeter Zeit zu Ende führen kann.

Die zweite Jahresversammlung (vom 8. bis 10. Juli 1892) fand unter dem Vorsitz von F. E. SCHULZE in Berlin statt, sie war von

<sup>2</sup> Vgl. Verh. Dtsch. Zool. Ges. a. d. 1. Tagung zu Leipzig 1891, S. 6.

55 Mitgliedern und 15 Gästen besucht. Durch SCHULZE wurde der Brauch eingeführt, jeweils einen geschichtlichen Überblick zu geben über die zoologischen Verhältnisse am Tagungsort. Der Gedanke kann nur als ein glücklicher bezeichnet werden, da so die kommende Generation immer wieder mit den geschichtlichen Zusammenhängen bekannt gemacht wird. Auf dieser Tagung sprachen unter anderen VON NATHUSIUS »Über Bedeutung der Form und Färbung der Haare bei den Equiden« und K. ECKSTEIN »Über die Beschädigung der Kiefernadeln durch Tierfraß«. Ich erwähne dies, um daran zu erinnern, daß Fragen aus dem Gebiete der angewandten Zoologie niemals von den Tagungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft ausgeschlossen gewesen sind und sogar auf den ersten Tagungen ausführlich erörtert wurden. Auf derselben Tagung hielt H. E. ZIEGLER einen Vortrag »Über den Begriff des Instinktes«. In der Jetztzeit erleben wir immer wieder Neuformulierungen dieses Begriffes, den die einen außerordentlich weit, die anderen sehr eng fassen wollen. Diese Tatsache ist ein Beweis, daß unsere Tagungen stets dazu gedient haben, die großen Probleme der Zoologie zu erörtern, die selbst nach 50 Jahren noch keinen Abschluß gefunden haben. ZIEGLER ist vom »Instinktproblem« zu dem Problem der »Tierseele« gekommen und tierpsychologische Studien werden jetzt so vielfach betrieben, daß besondere Zeitschriften die einschlägigen Arbeiten vereinigen. ZIEGLER hat sich später bei seinen tierpsychologischen Untersuchungen zu Schlüssen verleiten lassen, die mehr vom Gefühl für das Tier, als von sicheren Tatsachen diktiert waren. Wohin das geführt hat, ist uns allen noch in Erinnerung. Mit Rücksicht auf diesen Fall können wir die Ausführungen von C. CHUN<sup>3</sup> anwenden, die er auf der 1. Gießener Tagung machte. Er sagte: »Kein Ergebnis ist so minderwerthig, daß man nicht Neues aus ihm lernen könnte; keine Untersuchung ist so fein, daß sie den Gegenstand völlig erschöpft.« Eindringlich lehrte dieser Fall für alle Zukunft, wie Tierpsychologie nicht betrieben werden darf.

Die 3. Jahresversammlung (vom 24. bis 26. Mai 1893) zu Göttingen war von 37 Mitgliedern und 7 Gästen besucht. Wiederum leitete die Tagung F. E. SCHULZE. Einige seiner Worte möchte ich ins Gedächtnis zurückrufen, da gerade in der Jetztzeit eine Flut von Schriften allgemeinen biologischen und damit auch zoologischen Inhaltes herausgeht, die sich nicht an die Grundsätze

<sup>3</sup> Verh. Dtsch. Zool. Ges. a. d. 12. Jahresversammlung zu Gießen 1902. S. 9.

halten, die damals SCHULZE formulierte, und denen auch SPEMANN auf der Freiburger Tagung klaren Ausdruck gegeben hat. SCHULZE<sup>4</sup> sagte seinerzeit: »...daß in der Wissenschaft ebensowenig eine Majorität, und wäre sie noch so groß, wie irgendeine Autorität, und stünde sie noch so hoch, etwas bestimmen oder entscheiden dürfe oder könne, vielmehr für jeden nur die eigene freie, allein durch erwiesene Thatsachen und die Gesetze der Logik begrenzte Überzeugung Geltung habe.« ... »Niemand unter uns wird annehmen, daß eine wissenschaftliche Wahrheit durch Abstimmung ermittelt oder entschieden werden könne; und mit Recht bezeichnet ein Statutenparagraph der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte die Fassung von Resolutionen über wissenschaftliche Thesen als unzulässig.«

Wer die jetzige Produktion an biologischen Schriften überblickt, die in größten Mengen der Öffentlichkeit übergeben wird, der kann sich des Eindrucks nicht erwehren, daß wissenschaftliche Ergebnisse oft in einer willkürlichen, ja gewaltsamen Weise umgedeutet werden, um bestimmten Zwecken dienstbar zu sein. Man könnte hier auch von einer »angewandten« Wissenschaft sprechen, insbesondere von einer angewandten oder »mitverwendeten« Zoologie. Doch fürchte ich, daß eine derartige Anwendung der Zoologie letzten Endes mehr Unklarheit als Klarheit schafft und eine Verwirrung anrichtet, die schwer wieder zu beseitigen ist. Und wiederum war es H. F. ZIEGLER, der auf der Göttinger Tagung die Beziehungen der Zoologie zur Soziologie erörterte, worin ich einen weiteren Beweis sehe, daß die Deutsche Zoologische Gesellschaft sich mit allen Fragen beschäftigt hat, die vom Studierzimmer und Laboratorium aus Verbindungslinien zum allgemeinen und staatlichen Leben bilden.

Nun möchte ich noch kurz einiger Dinge Erwähnung tun, die auf der 12. Jahresversammlung zur Sprache kamen, als Gießen 1902 erstmalig der Tagungsort war. C. CHUN hat in seiner Eröffnungsansprache von hoher Warte aus die Bestrebungen charakterisiert, welche sich damals in der zoologischen Wissenschaft geltend machten. Er betonte, wie die Erkenntnisse mehr und mehr vertieft werden und wie der einzelne durch die Fülle des Materials gezwungen wird, sich auf einem Spezialgebiete zu betätigen, da es sonst unmöglich ist, auch nur einigermaßen etwas Wertvolles zu leisten. Die Gefahr einer Vereinsamung ist, wie

<sup>4</sup> Verh. Dtsch. Zool. Ges. a. d. 3. Jahresversammlung zu Göttingen 1893. S. 4.



CHUN betont, gegeben, wenn der Betreffende es versäumt, vom Spezialgebiet aus das Ganze zu überblicken. — Auch darin sehe ich einen Beweis, daß die deutsche Zoologie niemals die Einzel-forschung als das Endziel und das Erstrebenswerte hingestellt hat, sondern im Gegenteil immer betonte, wie wesentlich es ist, die Einzeluntersuchung auf das Ganze zu beziehen. Ich hebe auch dieses hervor, da es nicht an Stimmen in der Jetztzeit gefehlt hat, welche der deutschen zoologischen Forschung den Vorwurf gemacht haben, sie habe sich in Spezialfragen erschöpft oder festgerannt. Auf der 1. Gießener Tagung hat man auf ein Referat verzichtet, um für zahlreiche Vorträge Zeit zu gewinnen und wiederum für die Geschichte der Zoologie ist es belangvoll, daß auf dieser Tagung REH einen Vortrag hielt »Über die Zoologie im Pflanzenschutz« und damit den Zweig der Zoologie, der heute mächtig emporgeblüht ist, nämlich die angewandte Entomologie inaugurierte. Die Bestrebungen, die REH damals anregte, haben zunächst keinen allzu großen Widerhall gefunden, und es bedurfte der Erfahrungen des Weltkrieges, um der angewandten Zoologie, insbesondere der Entomologie, das Tätigkeitsfeld zu eröffnen, welches heute von ihr bearbeitet wird.

Damit möchte ich diesen kurzen geschichtlichen Rückblick schließen, um unseren Referaten und den zahlreichen Vorträgen und Lichtbildvorträgen Raum zu gewähren. Eine Neuerung habe ich insofern getroffen, als ich Herrn Kollegen NIC. PETERS gebeten habe, von seinen Erfahrungen auf der 1. deutschen südarktischen Walfangexpedition zu sprechen. Dieser Vortrag ist gewissermaßen eine Zugabe zu unserem wissenschaftlichen Programm, die hoffentlich Ihren Beifall findet. Ich bezwecke damit, das Interesse, namentlich der jüngeren Kollegen, auf diese Betätigungsfelder der Zoologie hinzuweisen, da dieser 1. Fangexpedition, über die PETERS sprechen wird, noch weitere gefolgt sind, und wohl noch viele folgen werden. Ein ungeheures, noch nicht verarbeitetes Material wird bald unsere Museen füllen, und hier muß wieder die genaueste Spezialforschung einsetzen, um für die Gesamtheit wertvolle Früchte zu zeitigen. Als auf der 3. Tagung 1893 in Göttingen KÜKENTHAL über die Entwicklungsgeschichte der Wale sprach, da hat wohl niemand geahnt, daß rund 50 Jahre später Walfangexpeditionen ein embryologisches und sonstiges Material nach Hause bringen werden, was alles bisher Bekanntgewordene in den Schatten stellt. — So mag auch dieser Vortrag von Herrn PETERS dazu dienen, um Altes und Neues sinn-gemäß zu verknüpfen!

ALBRECHT HASE.

## 3b. Herr Prof. W. J. SCHMIDT:

*Einiges aus der Geschichte der Zoologie in Gießen (1 Abb.).*

Sehr verehrte Mitglieder und Gäste!

Es ist ein schöner Brauch unserer Gesellschaft, daß auf der Jahresversammlung der örtliche Fachvertreter über die Entwicklung der Zoologie an seinem Institut berichtet. Solches hat in Gießen für die Zeit bis 1902 JOH. WILH. SPENGLER getan auf der 12. Tagung, die hier vom 20. bis 22. März jenes Jahres stattfand, so daß ich mich für diesen Abschnitt kürzer fassen kann.

Obwohl bereits in dem ersten Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts gleich anderen naturwissenschaftlichen Sammlungen auch ein »Zoologisches Kabinet« hier bestand, so erscheint unser Fach selbständig im Rahmen der philosophischen Fakultät erst mit der Berufung CARL VOGTS zu außerordentlichen Professor der Zoologie im Jahre 1846. Vorher war die Tierkunde von dem Mediziner I. B. WILBRAND mitvertreten worden, der auch Anatomie, Physiologie, Botanik, von 1844 bis zu seinem Tode im Jahre 1846 aber die Naturgeschichte allein lehrte; ihm war auch das Zoologische Kabinet unterstellt, dessen Bestände er durch Ankäufe zu mehren suchte.

CARL VOGT, in Gießen 1817 als das älteste von 9 Geschwistern geboren, — sein Vater war hier Professor der Medizin — hatte zunächst an der Heimatuniversität und dann in Bern (wohin der Vater 1835 berufen wurde) Medizin studiert, hauptsächlich Anatomie und Physiologie, und sich darauf bei L. AGASSIZ in Neuchâtel zusammen mit EDUARD DESOR, der aus der französischen Kolonie Friedrichsdorf bei Homburg stammte, mit zoologischen (auch palaeontologischen) Studien vor allem über Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Fischen und Amphibien beschäftigt. Da VOGT, an der damaligen Zeit gemessen, in Neuchâtel unter günstigen Verhältnissen gearbeitet hatte — standen doch ein Zeichner und andere Hilfskräfte zur Verfügung — so nimmt es nicht Wunder, daß er sich über den Stand der Zoologie, den er bei der Berufung hier antraf, in seinem bekannten Buche »Aus meinem Leben« recht abfällig geäußert hat. Gab es doch hier weder Mikroskop noch Skalpell, weder Glasgeräte noch Chemikalien; und das Zoologische Kabinet, das vor allem gestopfte Bälge von Säugetieren und Vögeln enthielt, die auswärts montiert werden mußten, befand sich in schlechtem Zustand.

Es ist noch heute von Interesse, den Bericht zu lesen, in dem CARL VOGT der hessischen Regierung diese trostlosen Verhältnisse schildert und die Aufgaben und Ziele der Zoologie an einer Universität entwickelt: Die Sammlung soll dem Zwecke des Unterrichts dienen, daher nicht nach systematischer Vollständigkeit streben, wohl aber Typen der wichtigen Tiergruppen aufweisen; die einheimische Tierwelt jedoch soll reichlich vertreten sein, vor allem — im Hinblick auf den Unterricht der Mediziner und Forstleute — die Parasiten und Schädlinge mitsamt ihrem ökologischen Milieu. Die Vorlesungen — VOGT hatte etwa 20 Hörer — müssen an Hand von Objekten gehalten werden und daher soll das Kabinet in Verbindung mit dem Hörsaal sein. Solche Aufgaben erfordern technische Hilfskräfte; daß der Präparator zugleich die pathologische und mineralogische Sammlung betreut und der Zoologie nur für wenige Stunden in der Woche zur Verfügung steht, erscheint unhaltbar; auch ein Gehilfe für die Verrichtung der einfacheren Arbeiten ist erforderlich.

Die Regierung richtete VOGT einen Hörsaal beim Zoologischen Kabinet in der auf dem Brandplatz gelegenen »alten Anatomie«<sup>1</sup> ein, für den er freilich Tische und Stühle zunächst leihen mußte; sie erhöhte weiter die Haushaltssumme für die Zoologie und stellte auch Mittel zum Ankauf von Sammlungsgegenständen bereit. VOGT, der durch seine eigenen Studien ein lebhaftes Interesse für die Tierwelt vergangener Erdepochen hatte, regte auch an, die palaeontologische Sammlung, die damals mit der mineralogischen vereint war, dem Leiter des Zoologischen Kabinetts zu unterstellen; und im Entwurf eines darauf bezüglichen Schreibens unter dem 27. Juli 1847 von VOGTs Hand fand ich den Satz, man könne doch die fossilen Tiere nicht deshalb unter die Steine rechnen, weil sie vor einigen tausend Jahren gelebt hätten.

Von einem so kraftvollen und kenntnisreichen Manne wie C. VOGT, einem begabten und begeisterten Lehrer, wie seine volkstümlichen Schriften erkennen lassen, der gewillt war, der Zoologie an der Universität Gießen die gebührende Stellung zu erkämpfen, hätte man für die Enfaltung unseres Faches großes erwarten können. Aber seine hiesige Tätigkeit fand ein jähes Ende, da er,

---

<sup>1</sup> Diese wurde in den Jahren 1700–1720 zusammen mit einem Tanzsaal und Fruchtboden erbaut.



an der politischen Erhebung der Jahre 1848/49 führend beteiligt, von der Hessischen Regierung aus dem Amte entlassen wurde. Er ging dann nach der Schweiz und wurde 1852 Professor der Geologie und später auch der Zoologie in Genf. Dort entstanden seine philosophischen und deszendenztheoretischen Streitschriften, die ihn weithin als »Materialisten« bekannt machen sollten, und dort ist er 1895 gestorben.

Nachfolger VOGTS wurde 1850 RUDOLF LEUCKART. Er war 1822 in Helmstädt geboren, hatte in Göttingen seit 1842 Medizin studiert, vor allem als Schüler des Zootomen und Physiologen RUDOLF WAGNER, sich dort 1845 den medizinischen Doktorgrad erworben und 1847 für Zoologie habilitiert. Den 28jährigen also erreichte der Ruf nach Gießen als außerordentlicher Professor der Zoologie; 1855 wurde er zum Ordinarius ernannt. Segensreich hat LEUCKART in Gießen 19 Jahre und von 1869 ab noch 29 in Leipzig gewirkt, wo er 1898 starb.

Bald nach seiner Berufung hatte LEUCKART von der Regierung die Anstellung eines eigenen Konservators<sup>2</sup> und die Beschaffung von Instrumenten erlangt. Seinem Fleiß verdankte die Sammlung eine große Anzahl von Spirituspräparaten aller Gruppen des Tierreiches; die meisten von diesen sind freilich schon vor Jahren der zerstörenden Wirkung der Zeit zum Opfer gefallen. Wohl als erster in Deutschland hat LEUCKART hier zoologische Übungen abgehalten.

All' diesen Bestrebungen LEUCKARTS kam die Übersiedlung des Zoologischen Institutes, wie das Kabinet von jetzt ab heißt, aus dem alten Gebäude auf dem Brandplatz in das »neue Anatomiegebäude« (Bahnhofstr. 84) zugute. Zwar waren hierfür schon 1835 Mittel in dem Universitätshaushalt eingesetzt und der Bau 1845 begonnen worden, aber das Vorhaben wurde erst unter dem Anatomen und Physiologen THEODOR WILHELM BISCHOFF zu Ende geführt. In diesem Gebäude fanden Anatomie und pathologische Anatomie 1849, Physiologie und Zoologie 1851 Unterkunft. Die Zoologie erhielt im ersten Stock zwei große Sammlungsräume (in den Flügeln) und ferner drei Zimmer, zu denen später (bei LUDWIGS Berufung) noch ein weiteres kam. Die Zimmer dienten als Arbeitsräume für Direktor, Konservator und Studierende. Als 1890 Pathologie und Physiologie eigene

---

<sup>2</sup> GIESEL; spätere Präparatoren: ZINSER, STADELMANN, seit 1908 HUGO SCHMIDT.

Institute bezogen, stand der Zoologie der 1. Stock ganz zur Verfügung zugleich mit dem hier befindlichen Hörsaal, den sie bis dahin mit der Physiologie teilte. Im Erdgeschoß verblieb das Anatomische Institut und so ist es noch heute.

Mit RUDOLF LEUCKART, der somit als Begründer des hiesigen Zoologischen Institutes gelten kann, hatte Gießen einen Lehrer von Gottes Gnaden, einen Forscher, der Weltruhm erringen sollte, nächst LIEBIG den bedeutendsten Naturwissenschaftler seiner Universität erhalten.

In den 19 Jahren seiner hiesigen Tätigkeit veröffentlichte LEUCKART etwa 100 Arbeiten.

Ich erinnere zunächst an die »Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung« (1856), in deren Vorwort der Verfasser mit Recht den Anspruch erhebt: Unsere heutige Helminthologie ist dazu berufen, in der Geschichte der Gesundheitspflege ein Rolle zu spielen, wie sie bisher noch keinem anderen Zweige unserer Zoologie zuteil geworden ist; aber zugleich betont er, daß seine Absicht zunächst eine rein wissenschaftliche war, und, wenn es gelang, die Naturgeschichte der Bandwürmer vollständiger zu erforschen als vorher, so wird, fährt er fort, »das gewiß auch so für die Praxis nicht verloren sein«.

1852 erscheint von C. BERGMANN, Professor der Physiologie in Göttingen, und R. LEUCKART die »Anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreichs«; hier werden Morphologie und Entwicklungsgeschichte mit physiologischem Geiste erfüllt. Dieses Buch reicht in seinen Anfängen noch in die Göttinger Zeiten zurück, da LEUCKART mit BERGMANN zusammen war; LEUCKARTS Anteil sind vor allem die Abschnitte über die Wirbellosen. Noch heute fesselt das Werk den Leser: staunend erwägt er den Umfang und die Sicherheit der Kenntnisse des jungen LEUCKART, das Vorstoßen zu den allgemeinsten und letzten Fragen, die schlichte, jedem Gebildeten verständliche, fast plaudernde und doch kunstvolle Art der Darstellung. Bei manchem tüchtigen Zoologen hätte solche Leistung die Kraft eines ganzen Lebens beansprucht; bei BERGMANN und LEUCKART erscheint sie wie ein glücklicher Wurf.

LEUCKARTS zahlreiche Gießener Untersuchungen über die Fortpflanzung der Insekten (Parthenogenese, Pädogenese, Generationswechsel), die bei den Bienen auch wertvolle Einsichten

für die Praxis des Züchters lieferten, kann ich nur andeutend erwähnen. Aber zu all dem schreibt LEUCKART hier in Gießen auch noch den ersten Band seines Fundamentalwerkes über die tierischen Parasiten des Menschen (1863).

Das Zoologische Institut besitzt eine aus Elfenbeingips hergestellte kleine Plakette LEUCKARTS (Relief-Brustbild) aus dem Jahre 1856, auf der als Künstler W. DICKORE zeichnet<sup>3</sup>. Ich habe



Abb. 1. RUDOLF LEUCKART-Plakette im Besitz des Zoologischen Instituts Gießen.

davon eine photographische Aufnahme herstellen lassen (Abb. 1) und bitte die Mitglieder und Gäste, eine Kopie als Erinnerung an unser Gießener Beisammensein entgegenzunehmen.

Als Nachfolger LEUCKARTS wurde 1869 ANTON FRIEDRICH SCHNEIDER hierher berufen. 1831 in Zeitz geboren, hatte er in Bonn bei TROSCHEL und dann in Berlin studiert und dort 1854 den Doktorgrad erworben auf Grund einer von JOH. MÜLLER angeregten Arbeit »Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien«. Diesen seinen Lehrer und dessen Assistenten W. SCHMIDT hatte

<sup>3</sup> Dieses Bildnis LEUCKARTS (Durchmesser der Plakette — ohne Rahmen — 10 cm) ist anscheinend bisher weiteren Kreisen unbekannt geblieben.



SCHNEIDER 1855 studienhalber nach Norwegen begleitet; bei der Rückkehr von Christansand ereignete sich der verhängnisvolle Schiffbruch auf der Nordsee, der SCHNEIDER und JOHANNES MÜLLER stundenlangem Kampf mit den Wogen preisgab, bis sie schließlich gerettet wurden, während der dritte Reisegenosse versank. — SCHNEIDER habilitierte sich 1855 in Berlin für Zoologie und war zugleich Kustos am Zoologischen Museum; in Gießen blieb er bis 1881; dann übernahm er den Lehrstuhl in Breslau; dort starb er 1890.

SCHNEIDER hat insgesamt etwa 50 Arbeiten über Systematik, Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histologie von Wirbellosen und Wirbeltieren veröffentlicht; vor allem bekannt geworden ist er durch seine noch aus der Berliner Zeit stammende Monographie der Nematoden. In Gießen verfaßte er u. a. die »Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere« und hier sah er als erster 1873 am Ei von *Mesostomum ehrenbergii* die Hauptstadien der Mitose. An SCHNEIDERS Namen also knüpft sich die »erste vollgültige Entdeckung der Kernmetamorphose« bei der indirekten Zellteilung, um mich der Worte W. FLEMMINGS zu bedienen. SCHNEIDERS Vortrag wird im Nachruf von G. LIMPRICHT als fesselnd, ja hinreißend bezeichnet; schriftlicher Darlegung war er eher abhold.

Nach SCHNEIDER folgte auf dem Gießener Lehrstuhl für Zoologie HUBERT LUDWIG, der 1852 in Trier geboren, seit 1871 in Würzburg zuerst Medizin, dann unter C. SEMPER Zoologie studiert hatte und dort 1874 zum Doktor phil. promoviert wurde auf Grund einer Arbeit über die Eibildung im Tierreich. 1875 habilitierte sich LUDWIG bei EHLERS in Göttingen für Zoologie und 1878 wurde er Direktor der Städtischen Sammlungen für Naturgeschichte und Ethnographie in Bremen. Von dort siedelte er 29jährig nach Gießen über, wo er von 1881 bis 1887 blieb, um dann die Leitung des Zoologischen Institutes in Bonn zu übernehmen, bis zu seinem Tode im Jahre 1913.

LUDWIGS Name ist in unserer Wissenschaft für alle Zeit verknüpft mit der Erforschung der Morphologie und Systematik der Stachelhäuter. Dieser Tiergruppe war er durch seinen Lehrer SEMPER nahegekommen und ihr blieb er sein Leben lang treu — mit einer Art Starrsinn, wie SPENGEL im Nachruf auf den Freund sagt. In diesem Rahmen hat LUDWIG Hervorragendes geleistet: zäh in der Arbeit und ein begnadeter Beobachter, von einem aus-

geprägten Sinn für Ordnung, temperamentvoll und doch in Geste und Wort gemessen, so erschien LUDWIG seiner Umgebung. Von seinen Arbeiten fällt in die Gießener Zeit u. a. die meisterhafte Untersuchung der Entwicklung der *Asterina gibbosa*. Nur ein Mann, dessen Unverdrossenheit und Ausdauer vor dem Umfang keiner Arbeit zurückschreckte, konnte es übernehmen, JOHANN LEUNIS' »Synopsis der Thierkunde«, einen systematischen Überblick des ganzen Reiches der Zoologie, der bis zur Bestimmung jeder genannten Form führt, in kurzer Zeit neu herauszugeben (1883–1886) — das letzte Mal, daß ein systematisches Werk solchen Umfangs von einem Verfasser bewältigt wurde.

Als im Herbst 1887 LUDWIG nach Bonn ging, berief die Regierung JOHANN WILHELM SPENGEL auf den Gießener Lehrstuhl, der LUDWIGS Nachfolger in Bremen gewesen war. SPENGELS Persönlichkeit sollte dem Gießener Institut für 3½ Jahrzehnte das Gepräge geben. 1852 in Hamburg geboren, hatte SPENGEL an der Universität Berlin sich der Medizin, vor allem im Kreise VIRCHOWS der Anthropologie zugewandt, dann bei CLAUS in Göttingen Zoologie studiert, und dort medizinisches Vorexamen und 22jährig das Doktorexamen bestanden. Die Dissertation betraf einen rezenten menschlichen Schädel, der Eigentümlichkeiten des Neanderthalers trug. Dann siedelte SPENGEL nach Würzburg über, um KOELLIKER, SACHS und SEMPER zu hören. Der letzte hatte kurz vorher die Entstehung der segmentalen Nierenkanälchen der Selachier durch Ausstülpung aus dem Peritonealepithel entdeckt und bald darauf hatte GOETTE das gleiche in der Entwicklung eines Amphibiums, der Unke, nachgewiesen. SPENGEL zeigte nun 1876, daß die bewimperten Ausstülpungstrichter in der Niere der erwachsenen Amphibien bestehen bleiben und er baute solche Beobachtung zu einer umfassenden Untersuchung dieses Organes aus. Damit war er lebenslang für die Wirbeltiermorphologie gewonnen in einer Zeit, da die meisten Zoologen sich den Wirbellosen zuwandten und die Vertebraten den Vertretern der Anatomie überließen; SPENGELS Schüler VERSLUYS und RAUTHER haben solche Forschungsrichtung in glücklicher Weise fortgesetzt, dieser für die Fische, jener für die Reptilien. 1877–1878 war SPENGEL Bibliothekar an der Zoologischen Station Neapel und in diesen Jahren schon keimen seine Studien über die Enteropneusten; 1879 habilitiert er sich in Göttingen.

Der junge Forscher, der soeben erst auf dem Gebiet der Wirbeltiere einen so erfolgreichen Schritt getan hatte, bewährte sich alsbald mit gleicher Meisterschaft in einer Arbeit über »Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken« (1881). Hier löst SPENGLER das Rätsel der Chiastoneurie, zu dem bereits VON IHERING wertvolle Beiträge geliefert hatte: er entwickelt im ganzen die heute allgemein anerkannte Vorstellung, daß bei den Prosobranchiern die ursprünglich nach hinten in der Mantelhöhle gelegenen Organe (Kieme, After, Genital- und Nierenöffnungen) durch eine (in embryonaler Zeit erfolgende) Drehung über die rechte Seite nach vorn zu liegen kommen, so daß die betreffenden Organe der rechten Seite auf die linke und die der linken auf die rechte verlagert werden, und zugleich die Visceralschleife eine Überkreuzung erhält.

Daß ein Mann, der auf so verschiedenen Gebieten die Zoologie durch eigene Forschung bereichert hatte, der in seiner Gießener Zeit neben zahlreichen kleineren seine umfassenden Arbeiten über die Enteropneusten und Gephyreen schuf, der die Entwicklung des Darwinismus von seiner Jugend an mit höchster Anteilnahme verfolgte, der die »Zoologischen Jahrbücher« begründete und später die »Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie«, — daß ein solcher Mann ein kenntnisreicher Lehrer war, versteht sich von selbst. Aber seine Vorlesungen boten mehr als einen klaren und mit pädagogischer Sorgfalt gewählten Tatsachenbereich; sie ließen, wie BECHER in seinem wundervollen Nachruf auf SPENGLER des Näheren schildert, die volle, begeisterte Hingabe an die Wissenschaft erkennen. Unter SPENGLERS Leitung entstanden wertvolle Dissertationen und eine nicht geringe Zahl von Forschern hat er der Zoologie zugeführt<sup>4</sup>. Für das Institut sehr wesentlich war, daß

<sup>4</sup> Dozenten am Zoologischen Institut der Universität Gießen:

ADALBERT SEITZ . . . . .	W.-S. 1890/91 bis	W.-S. 1892/93;
FERDINAND SCHMIDT . . . . .	W.-S. 1894/95 „	S.-S. 1895;
FRANZ VON WAGNER . . . . .	S.-S. 1896 „	S.-S. 1906;
JULIUS GROSS . . . . .	W.-S. 1903/04 „	S.-S. 1908;
MAX HARTMANN . . . . .	S.-S. 1904 „	W.-S. 1907/08;
MAX RAUTHER . . . . .	S.-S. 1906 „	W.-S. 1907/08 und
	W.-S. 1914/15 „	W.-S. 1918/19;
JAN VERSLUYS . . . . .	W.-S. 1907/08 „	S.-S. 1916
	(a. o. Prof. ab	W.-S. 1911/12);
REINHARD DEMOLL . . . . .	W.-S. 1908/09 „	S.-S. 1914
SIEGFRIED BECHER . . . . .	S.-S. 1909 „	S.-S. 1914;
HUBERT ERHARD . . . . .	W.-S. 1914/15 „	W.-S. 1927/28;
	(a. o. Prof. ab	S.-S. 1922);
ERNST MERKER . . . . .	W.-S. 1924/25 „	W.-S. 1937/38;
	(a. o. Prof. ab	S.-S. 1929);
WULF EMMO ANKEL . . . . .	ab S.-S. 1931.	
	(a. o. Prof. ab	S.-S. 1937).



SPENGLER die Anstellung zunächst eines, dann noch eines zweiten Assistenten<sup>5</sup> erreichte<sup>6</sup>.

Unserer Gesellschaft war SPENGLER auf das innigste verbunden; er gehörte ihr seit der Gründung an und von 1891 bis 1900 war er Schriftführer; auch später besuchte er regelmäßig die Versammlungen, allen Teilnehmern wohl vertraut.

Der unglückliche Ausgang des Krieges hat SPENGLER auf das Tiefste bedrückt, ja wohl seine Schaffensfreude gebrochen. Das letzte, was er veröffentlichte — abgesehen von einer posthumen Arbeit über *Planctosphaera pelagica*, die erst 1932 erschien —, ist sein Nachruf auf HUBERT LUDWIG 1914. SPENGLER starb am 13. April 1921.

Der Nachfolger SPENGLERS, ERNST SIEGFRIED BECHER, steht den meisten von uns noch in lebendiger Erinnerung. 1884 in Remscheid geboren, war er in Bonn auf Grund einer von LUDWIG geleiteten Arbeit über *Rhabdomolus* zum Dr. phil. promoviert worden. In dieser Untersuchung erwies er sich sogleich als einen Morphologen von Rang, der in der Organisation von *Rhabdomolus* die ursprünglichen Züge von den durch Rückbildung erlangten, nur scheinbar primitiven zu scheiden verstand. 1908 kam BECHER

<sup>5</sup> Assistenten am Zoologischen Institut der Universität Gießen:

AUGUST KÖHLER . . . . .	.S.-S. 1891	bis	S.-S. 1894;
THEOD. MORTENSEN . . . . .	.W.-S. 1894/95;		
FERD. SCHMIDT . . . . .	.S.-S. 1895;		
KARL CAMILLO SCHNEIDER . . . . .	.W.-S. 1895/96;		
FRANZ VON WAGNER . . . . .	.S.-S. 1896	„	W.-S. 1898/99;
WILHELM DAUDT . . . . .	.S.-S. 1899	„	W.-S. 1900/01;
MAX TOBLER . . . . .	.S.-S. 1901	„	W.-S. 1901/02;
JULIUS GROSS . . . . .	.S.-S. 1901	„	S.-S. 1906;
MAX HARTMANN . . . . .	.S.-S. 1902	„	S.-S. 1905;
MAX RAUTHER . . . . .	.W.-S. 1905/06	„	S.-S. 1907;
	W.-S. 1914/15	„	W.-S. 1918/19;
ROBERT NICOLAI STREIFF . . . . .	.W.-S. 1906/07	„	S.-S. 1908;
JAN VERSLUYS . . . . .	.W.-S. 1907/08	„	S.-S. 1908;
REINHARD DEMOLL . . . . .	.W.-S. 1908/09	„	S.-S. 1914;
SIEGFRIED BECHER . . . . .	.W.-S. 1908/09	„	S.-S. 1914;
WALDEMAR VON SCHUCKMANN . . . . .	.S.-S. 1909		(für BECHER);
HUBERT ERHARD . . . . .	.W.-S. 1914/15	„	W.-S. 1919/20;
FRIEDRICH EGGERS . . . . .	.W.-S. 1918/19	„	W.-S. 1921/22;
ARTHUR LOOS . . . . .	.W.-S. 1920	„	S.-S. 1923;
FRITZ DEUTLER . . . . .	.W.-S. 1921/22	„	W.-S. 1925/26;
ERNST MERKER . . . . .	.S.-S. 1922	„	W.-S. 1937/38;
HANS GILBERT . . . . .	.S.-S. 1926;		
WULF EMMO ÄNKL . . . . .	.ab S.-S. 1926/27;		
ERWIN KESSEL . . . . .	.ab S.-S. 1938.		

<sup>6</sup> Seit 1926 besteht an der Universität Gießen ein planmäßiger Lehrfür Forstzoologie und Schädlingsbekämpfung, der mit der zoologischen Abteilung des Forstinstitutes verknüpft ist. Diese Stelle hatte bis 1936 M. DINGLER inne, seitdem wird sie vertretungsweise von E. MERKER versehen.

zu SPENGLER als Assistent und habilitierte sich noch im gleichen Jahre mit einer Abhandlung über die Stammesgeschichte der Holothurien; diese überrascht ebenso sehr durch die Beherrschung des ausgedehnten Schrifttums wie durch die umsichtige Erwägung der gesamten Organisation zur Erklärung der Phylogenie.

So wertvoll uns diese und andere morphologische Arbeiten BECHERS über die Stachelhäuter sind, seine Eigenart tritt erst in den Studien über die Optik der Echinodermenskelettstücke zutage: Ermittlung der Lage der optischen Achse in zahlreichen Skeletteilen, Deutung der gelegentlich vorkommenden optischen Störungen, Versuch einer Erklärung der geregelten Beziehung zwischen der Lage der optischen Achse und der Konfiguration des Skelettstückes, Verwertung dieses Zusammenhangs zur morphologischen Analyse des Skelettes — das sind die Hauptpunkte. Bedenkt man, daß BECHER zugleich ein neues und elegantes Verfahren zur Bestimmung der Lage der optischen Achse in größeren Skelettstücken ersann, daß er zeigte, wie solche Skelettstücke als »Zerstreuungspolarisatoren« dienen können, daß er den bis dahin fast unbeachtet gebliebenen Astigmatismus des Tubusanalysators, der eine beträchtliche Bildverschlechterung im Polarisationsmikroskop nach sich zieht, erkannte und alsbald den prinzipiellen Weg zu seiner Beseitigung wies, so formt sich ein Bild von dem Reichtum seiner Gaben. Mit derselben Leichtigkeit und tiefeindringenden Gründlichkeit meisterte BECHER auch die entwicklungsphysiologischen Probleme, die ihm bei der Analyse der Beziehungen zwischen Form und Lage von Anker und Ankerplatten der Synaptiden entgegentraten; und so sehen wir denselben Forscher, der in den subtilsten optischen Gedankengängen zuhause war, auch in der Front der Entwicklungsmechaniker.

Inzwischen hatte BECHER einen Ruf als Ordinarius nach Rostock erhalten, wo er von 1914 bis 1921 blieb. Neben der Vervollendung der optischen Arbeiten fesselt ihn hier das Problem licht- (und balsam-)echter Kernfärbungen. Als brauchbar erwiesen sich insbesondere die Oxyanthrachinone und Naphthochinone, die BECHER in geeignete Lösung zu bringen verstand. Als bald mit dem nötigen chemischen Rüstzeug gewappnet, gibt er eine Erklärung des Färbeprozesses mit diesen Stoffen: Der Farbstoff liefert mit dem Metall der Beize (z. B. Aluminium) eine lösliche Verbindung (»gelöster Farblack«), die, nach Ionisierung basisch wirkend, sich chemisch adsorptiv an die sauren Nukleoproteide kettet (1921).

1921 nach Gießen berufen, nimmt BECHER ein drittes Arbeitsgebiet in Angriff, dessen voller Ausbau freilich ihm nicht beschieden war: Auf unserer Versammlung im Jahre 1923 führte er die scheuende Wirkung des ultravioletten Lichtes auf die Daphniden in eindrucksvollen Versuchen vor und erläuterte den Einfluß der Wellenlänge des Lichtes auf die Augenbewegung dieser Tiere.

Solcher Blick über BECHERS wertvollste Leistungen läßt er-messen, welchen Antrieb er unserer Zoologie noch hätte erteilen können. Was er als Lehrer und Mensch seinen Schülern war, hat E. MERKER in pietätvollem Nachruf geschildert und auch, wie BECHERS Geschick sich vollendete: Mehr und mehr trat das Leiden hervor, das nur scheinbar in der Jugend überwunden, seinen allzu frühen Tod herbeiführte. Der Ruf nach Breslau 1925 erreichte den Schwerkranken und dort ist BECHER im Januar 1926 verloschen. Wie uns als Letztes von SPENGELS Hand der Nachruf auf den Vorgänger LUDWIG verblieb, so ist BECHERS vorletzte Veröffentlichung das Lebensbild von SPENGEL, zugleich ein ergreifendes Denkmal seiner selbst.

BECHERS Gesundheitszustand hat es mit sich gebracht, daß seine Pläne für die Neugestaltung des Gießener Institutes in den Anfängen stecken blieben. Als ich 1926 die Leitung übernahm, fand ich die Dinge im wesentlichen so, wie SPENGEL sie 1902 in unseren Verhandlungen geschildert hat. Der im bahnwärts gelegenen Flügel befindliche Saal enthielt die vergleichend anatomische Sammlung, der straßenwärts gelegene die systematisch-zoologische; in diesem waren aber schon zu SPENGELS Zeiten Vorkehrungen getroffen worden, um an den Fenstern der einen Längsseite Arbeitsplätze für Praktikanten zu schaffen. Im Einvernehmen mit dem Ministerium ließ ich die vergleichend-anatomische Sammlung völlig ausräumen — nur zwei Walskelette an der Decke künden noch die ehemalige Verwendung des Raumes — und die Gegenstände auf dem Speicher unterbringen, der schon früher beträchtliche ältere Teile der Sammlung, vor allem gestopfte Säuger und Vögel, hatte aufnehmen müssen. In dem entleerten Saal, der nur Oberlichtfenster besaß, wurden die zugehörigen unteren Fensterabschnitte ausgebrochen, Gas-, Wasser- und elektrische Leitungen verstärkt, und so ein Laboratorium für die ganztägige Arbeit der Studierenden geschaffen, das an den zwei Längsseiten 12 Fensterplätze enthält. Die ehemals an den Wänden stehenden Schränke mit verglasten Türen dienen jetzt, in der Mitte des Raumes zusammengestellt, zum Aufheben von Instru-



menten, Glassachen, Chemikalien und anderen Bedürfnissen des Laboratoriums. Vom Ende dieses Saales wurden ferner ein Zimmer für den 2. Assistenten und eine Dunkelkammer abgetrennt. Damit konnte ich auch dem 1. Assistenten ein eigenes schönes Zimmer zuweisen, und zwar den straßenwärts gelegenen Raum, der bei meiner Ankunft als Laboratorium diente. Der Raum vor dem jetzigen Laboratorium wurde Arbeitszimmer des Hilfsassistenten, den die Regierung mir seit 1927 bewilligte.

Das »chemische Zimmer«, das BECHER eingerichtet hatte, mußte ich fallen lassen, um auch für den damals noch hier anwesenden Kollegen ERHARD einen Raum zu schaffen; heute gehört er dem Gehilfen, der vorher mit dem Präparator zusammen hauste, was mancherlei Störungen der beiderseitigen Arbeiten nach sich zog.

Aus dem Saal der systematisch-zoologischen Sammlung wurden die Mittelschränke (Schautische) entfernt; sie enthielten vor allem die Conchylien, die jetzt größtenteils in Schränken auf dem Korridor untergebracht sind. Damit konnte in der Längsachse dieses Saales eine Tischreihe aufgestellt werden, und so verfügen wir jetzt auch über einen recht brauchbaren Kurssaal für die Anfänger, der 60 und mehr Teilnehmer faßt. In diesem Raume finden auch die Demonstrationen zur Hauptvorlesung statt.

Die im Kurssaal verbliebenen Wandschränke enthalten jetzt die Unterrichtssammlung, die zum Teil aus den Beständen der vergleichend-anatomischen und systematischen Sammlung zusammengestellt wurde, in den letzten Jahren aber auch manches neue Präparat erhalten hat. Damit wurde ein Plan verwirklicht, den SPENGEL schon 1902 angedeutet hat. Freilich ist der Raum in den Glasschränken so beengt, daß die Objekte magaziniert stehen, also ihre Betrachtung nur nach Herausnehmen möglich ist. Von der systematischen Sammlung wurden die einheimischen Vögel und Mollusken neu aufgestellt und — wie ein Teil der Skelette — in Schränken auf dem Korridor untergebracht. Die ebendort befindliche Sammlung von Vogeleiern hatte schon zu BECHERS Zeiten eine Neuordnung erfahren. Es ist meine Absicht, im Laufe der Jahre eine einigermaßen vollständige Sammlung der einheimischen Tierwelt herzurichten.

Für die Zoologischen Übungen der Anfänger (Studierende des höheren Lehramts, der Medizin und Veterinär-Medizin) wurde von den Objekten, die in Dauerpräparaten untersucht werden müssen, eine Sammlung guter und an Zahl ausreichender mikro-

skopischer Präparate geschaffen (insgesamt über 4000 Stück). In den Vergleichend-histologischen Übungen erhält jeder Teilnehmer etwa 180 Dauerpräparate als Geschenk. Weiter entstanden gegen 130 Wandtafeln übereinstimmend in Format, Zeichenart und Farbengebung, welche die in den genannten Kursen benutzten Objekte darstellen. Wir haben eine Anzahl dieser Tafeln und auch einige neue Sammlungspräparate im Kurssaal ausgestellt, damit die Besucher eine ungefähre Vorstellung von Art und Umfang dieser Arbeiten gewinnen.

Sehr bescheiden war bei meinem Dienstantritt die Ausrüstung des Institutes mit optischen Instrumenten. Im Einvernehmen mit der Regierung wurden die älteren Mikroskope und Lupen an Hessische Schulen abgegeben, gegen bescheidenes Entgelt, und dann haben uns die Optischen Werke E. LEITZ in dem benachbarten Wetzlar, deren unablässige Hilfe uns zu größtem Dank verpflichtet, durch mehrfache Schenkungen eine vorzügliche Ausrüstung gespendet. Verfügen wir doch jetzt nicht nur über eine stattliche Anzahl guter Mikroskope mit etwa 30 Immersionen, sondern auch über mancherlei Spezial-einrichtungen, wie Polarisationsmikroskope, Ultropak, Dunkelfeld-kondensoren usw.

Der Hörsaal, der bereits zu SPENGELS Zeiten durch Ver-  
setzung der Rückwand und später der Stirnwand vergrößert wurde, und jetzt etwa 120 Sitzplätze bietet, erfuhr wesentliche Veränderungen. Eine moderne Deckenbeleuchtung, die für die Zwecke der Projektion beliebig abgestuft werden kann, wurde eingerichtet. Ein Ventilator, der auf dem Speicher steht, und unter Verwendung eines nicht mehr benutzten Kamines an den Hörsaal angeschlossen ist, sorgt für Lüfterneuerung, was besonders angenehm empfunden wird, wenn bei geschlossenen Vorhängen Lichtbilder u. dgl. vorgeführt werden. In dem an die Stirnwand des Hörsaals stoßenden Raum, der bei meinem Dienstantritt das gemeinsame Zimmer für die beiden Assistenten war, wurde die von den Optischen Werken E. LEITZ geschenkte wertvolle Apparatur für diaskopische, episkopische und mikroskopische Projektion aufgestellt. Die Bilder erscheinen in durchfallendem Licht auf einem paraffinierten Schirm, der sich in einem Ausbruch der Zwischenwand der beiden Räume hinter der Tafel befindet. Im übrigen enthält der Projektionsraum noch die große photographische Kamera und dient auch als Vorbereitungs-zimmer für die Vorlesungen.

Umfangreich und vielseitig ist unsere Bücherei, der die SPENGELSche Privatbibliothek schon zu BECHERS Zeiten als Geschenk des Herrn Dr. LEITZ einverleibt wurde. Die Neuordnung der Bücherei, insbesondere die Katalogisierung der etwa 17000 Einzelschriften, die das Institut jetzt insgesamt besitzt, lief über etwa 5 Jahre hinweg. Die Zeitschriften, welche SPENGEL z. T. im Austausch gegen die ihm als Herausgeber zustehenden Stücke der Zoologischen Jahrbücher erhielt, konnten freilich in dem bisherigen Umfange nicht weiter bezogen werden. Beansprucht doch die Bibliothek etwa den dritten Teil des Haushaltgeldes, ein Opfer, das öfter auch anderen Fächern zugute kommt. Die Bücherei befindet sich in 3 verschiedenen Räumen: die Zeitschriften in einem Zimmer neben dem Hörsaal (das BECHERS Laboratorium war), die Werke über allgemeine Zoologie in einem Abschnitt des Korridors und die über spezielle Zoologie im Zimmer des Hilfsassistenten.

Die Arbeitsrichtungen, die zur Zeit im Gießener Institut gepflegt werden, sind den Fachgenossen bekannt. Polarisations-optische Erforschung des submikroskopischen Baues der tierischen Gewebe, Einwirkungen des Lichtes auf den Tierkörper, Morphologie und Ökologie der Mollusken sind die Hauptgebiete. Herr E. KESSEL hat auf meine Veranlassung eine Liste der 233 Veröffentlichungen zusammengestellt, die aus dem Institut hervorgegangen sind, seitdem es unter meiner Leitung steht; ich bitte auch diese Druckschrift<sup>7</sup> als eine Erinnerung an die Gießener Tagung entgegenzunehmen.

Wenn ich bisher die guten Seiten unseres Institutes herausgestellt habe, so darf ich doch nicht verschweigen, daß manches andere sehr im argen liegt. Vor allem drückt uns Raumnot, über die schon SPENGEL geklagt hat, und die wohl verständlich ist, wenn man erwägt, daß dem Institut heute nicht mehr Räume zur Verfügung stehen als vor 48 Jahren. Alles ist jetzt vollgepfropft: wir haben kein Zimmer, in dem eine Versuchsanordnung ungestört aufgestellt werden könnte, von Abstellräumen ganz zu schweigen. Auch sind wir in der Haltung von Tieren in unerträglicher Weise beschränkt. Zwar befindet sich im Garten ein mit doppeltem Glasdach versehenes Tierhäuschen, das hauptsächlich als Aquarium dienen sollte, und an dessen Außenwände Käfige zur Haltung anderer Tiere angeschlossen sind. Aber diese Anlage

---

<sup>7</sup> Sonderdruck aus Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilk. zu Gießen 18 (1938), naturwiss. Abt., S. 159–175.



leidet nicht nur sehr unter dem Einfluß der Witterung, sondern ist auch beengt und nur mangelhaft heizbar. Mehrere Jahre hindurch haben wir ein recht schönes Seewasseraquarium dort unterhalten; die Kosten hierfür wurden aber so groß, daß diese für Unterricht und Forschung wertvolle Einrichtung, deren Ausbau Herr Kollege ANKEL viel Liebe und Zeit geopfert hat, stillgelegt werden mußte. In den Institutsräumen selbst können wir nur kleinere Aquarien und Terrarien aufstellen. Dauernde Haltung von Säugern und Vögeln läßt sich aus leicht verständlichen Gründen nur in Räumen durchführen, die solchen Zwecken allein dienen.

Sehr betrüblich ist auch, daß dem Institut eine Ausrüstung für Unterricht und Forschung in vergleichender Physiologie, die doch heute in unserem Fache eine sehr wesentliche Rolle spielt, ganz fehlt. Hierfür ist nicht nur der Raummangel verantwortlich zu machen, sondern auch der bescheidene Etat, der in den laufenden Kosten für Heizung, Beleuchtung, Laboratorium und Bibliothek aufgeht, so daß es bisher unmöglich war, aus ihm allmählich einen Grundstock für die vergleichende Physiologie zu schaffen.

Ich hoffe zuversichtlich, daß in absehbarer Zeit die genannten Mängel beseitigt werden: Der Neubau einer Anatomie ist bewilligt, und damit wird auch die Frage aufgeworfen, was mit dem Zoologischen Institut geschieht. Die beste Lösung wäre ein Neubau; denn in einem alten Gebäude wird sich niemals ein allen Ansprüchen genügendes Institut herrichten lassen. Da aber bisher ein Käufer für das Gebäude Bahnhofstr. 84 sich nicht finden ließ, so muß die Zoologie wohl zunächst in diesem Hause bleiben. Würde nach dem Auszug des Anatomischen Institutes das Gebäude Bahnhofstr. 84 der Zoologie ganz zur Verfügung gestellt, so wäre wenigstens die Raumnot beseitigt und es könnten eine Verteilung von Unterricht und Forschung auf die beiden Stockwerke durchgeführt, die Sammlung richtig aufgestellt, die Bücherei geschlossen untergebracht, Räume für Versuchsanordnungen, insbesondere vergleichend physiologischer Art und für Tierhaltung eingerichtet werden. Freilich bleiben auch dann die schweren Mängel bestehen, die von der Lage des Gebäudes herrühren und also nur durch einen Neubau des Zoologischen Institutes an anderer Stelle beseitigt werden können: nämlich vom Bahnkörper her wird das Haus mit Ruß überschüttet, der selbst durch die geschlossenen Doppelfenster eindringt, Instrumente und Sammlungsgegenstände schädigt und mancherlei Untersuchungen erschwert,

und von allen Seiten her macht sich der Lärm lebhaften Verkehrs unerfreulich bemerkbar.

Zu der Bereitstellung des ganzen Gebäudes Bahnhofstr. 84 müßte freilich auch noch eine einmalige oder eine auf mehrere Jahre verteilte finanzielle Beihilfe kommen, um die freigewordenen Räume für die Zwecke des Zoologischen Institutes einzurichten und die noch fehlenden Teile der Ausrüstung zu beschaffen. Auch eine Erhöhung des Etats wird sich nicht umgehen lassen.

Ich hielt es für meine Pflicht, die hier genannten Möglichkeiten, den Zustand des Zoologischen Institutes zu bessern, nachdrücklich zu betonen, und ich hoffe, zu gegebener Zeit keine Fehlbitte zu tun, da die Regierung stets der Universität Gießen eine verständnisvolle Pflege angedeihen ließ. Jedenfalls werden die Mitglieder des Gießener Zoologischen Institutes auch weiterhin ihre Kraft bis zum Äußersten einsetzen und versuchen, sich seiner ruhmvollen Geschichte würdig zu erweisen.

#### 4. Geschäftliches.

4a. Bericht des Schriftführers für die Zeit vom Juli 1937 bis Juli 1938.

Unsere 39. Jahresversammlung in Bremen war von 65 Mitgliedern besucht, zu denen sich noch 84 Gäste gesellten. Über die Vorträge usw. ist ein Bericht von über 21 Bogen mit 127 Abbildungen dank dem Entgegenkommen der Akademischen Verlagsgesellschaft herausgegeben. Für die so wohlgelungene Versammlung sind wir dem Senat der Freien Hansestadt Bremen sowie dem Naturwissenschaftlichen Verein zu großem Dank verpflichtet, die uns den Aufenthalt in der reizvollen altehrwürdigen Stadt so angenehm gemacht haben; ich erinnere nur an den Empfang im historischen Rathaussaal durch den Senat, an die Hafenrundfahrt, Ausflug nach Vegesack, Fahrt nach Helgoland und in die Lüneburger Heide.

Mit Ansprachen von Herrn Prof. W. J. SCHMIDT, dem Vorsitzenden, und der Begrüßung durch Herrn Dr. LEINER wurde die Versammlung eingeleitet. Die 26 Vorträge, darunter 3 Filme, füllten die verfügbare Zeit gerade aus, so daß Parallelsitzungen nicht nötig waren.

Am 31. Dezember 1937 hatte die Gesellschaft 411 Mitglieder; durch 9 Todesfälle, über die der Herr Vorsitzende berichtet hat, durch 6 Austritte und 13 Streichungen ist die Gesellschaft auf

383 gekommen, durch 10 Eintritte wieder auf 393. Ausgetreten sind die Herren Prof. MARCUS, Dr. HÄNEL, Prof. v. BRAND, Dr. MURR, Prof. WEISSENBERG und das Royal Institute of Science in Bombay, eingetreten Dr. RODEWALD-Cernauti, Dr. S. JENTZSCH-Münster, die Staatsbibliothek in Bremen, Dr. NOLTE-Tharandt, Dr. DITTUS-Tübingen, Dr. KEIL-Berlin, Dr. MIRZA-Aligash, Frl. Dr. STANISLAUS-München, die Preußische Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene in Berlin-Dahlem und Prof. SCHAUDER-Gießen.

Über die Wahl im 4. Vierteljahr 1937 ist im »Zoologischen Anzeiger« 121<sub>5.6.</sub> vom 1. Februar 1938 folgendes Protokoll erschienen:

Protokoll über die Wahl des Vorstandes  
der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für 1938/39.

Zahl der abgegebenen Stimmen. . . 176

Davon ungültig . . . . . 21

Gültig. . . . . 155

Es erhielten als Vorsitzender: A. HASE 130, F. SEIDEL 9, M. RAUTHER 6, A. REMANE 5, A. KÜHN 2 Stimmen; B. KLATT, U. GERHARDT und K. v. FRISCH je 1 Stimme.

Es erhielten als stellvertretende Vorsitzende: M. RAUTHER 110, U. GERHARDT 98, F. SEIDEL 88, H. WEBER 66, A. REMANE 31, P. SCHULZE 12, W. GOETSCH 10, B. KLATT 10, H. GIERSBERG 8, A. HASE 7, M. HARTMANN 7, O. KUHN 6, W. ARNDT 5, A. KÜHN 5 Stimmen; R. HESSE und O. MANGOLD je 1 Stimme.

Es erhielten als Schriftführer: C. APSTEIN 154 Stimmen; H. J. AUTRUM 1 Stimme.

Demnach sind in den Vorstand für 1938/39 gewählt:  
Vorsitzender: Prof. Dr. A. HASE, Berlin-Dahlem.

1. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. M. RAUTHER,  
Stuttgart.

2. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. U. GERHARDT,  
Halle a. d. S.

3. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. F. SEIDEL, Berlin.  
Schriftführer: Prof. Dr. C. APSTEIN, Berlin.

Gießen, 6. Januar 1938.

W. J. SCHMIDT, ANKEL, KESSEL.

Berlin, 7. Januar 1938.

Prof. C. APSTEIN, Schriftführer.



Unsere Einnahmen betrugen im Jahre 1937 6190,46 RM. wobei ein Bestand von 1893 RM. aus dem Vorjahre übernommen wurde.

Die Ausgaben betrugen 4407,42 RM., so daß für das Jahr 1938 1783,04 RM. verblieben. Der Eingang der Mitgliederbeiträge erfolgt sehr zögernd und die Ausstände sind sehr groß.

Die Kassenführung ist durch die Herren Prof. HERTER und Dr. AUTRUM geprüft und richtig befunden worden.

Dem Schriftführer wird auf Antrag des Vorsitzenden Entlastung erteilt.

#### 4b. Nächstjährige Versammlung.

Da am 5. Juli keine Einladung eingetroffen war, wurde dem Vorstand die Wahl der nächsten Versammlung überlassen. Zu allgemeiner Freude traf am 6. Juli eine Einladung von Herrn Prof. VERSLUYS nach Wien ein. Unter allgemeiner Zustimmung wurde Wien gewählt.

#### 4c. Bericht über das »Tierreich«.

Im Berichtsjahr ist die 68. Lieferung: ATTEMS. Polydesmoidea, 1. Fam., Strongylosomidae mit 18½ Bogen und 343 Abbildungen erschienen. Seitdem ist die 2. Lieferung der Polydesmoidea im Druck und eine 3. Lieferung wird folgen. Weiterhin liegt die Arbeit von SIG THOR, 7 Familien der Acarina, darunter die Trombididae, vor. Diese kommen im nächsten Jahre zum Druck und dann — wird das »Tierreich« sein Erscheinen einstellen. Herr Prof. HESSE, Herausgeber des »Tierreich«, wird hierzu Näheres mitteilen.

Herr Prof. HESSE gibt folgende Erklärung ab:

Die Begründer des »Tierreich« waren sich wohl bewußt, daß sie einen gewaltigen Plan entworfen hatten, waren aber immer noch zu optimistisch in betreff der Möglichkeit, ihn durchzuführen. Seit dem Beginn des Erscheinens (1898) sind etwa 1200 Bogen herausgekommen, jährlich rund 37 Bogen, jeder Bogen umfaßt im Durchschnitt 26 Arten. Für die etwa 1 Million Arten lebender Tiere würde also mit mehr als 1000 Jahren zu rechnen sein. Bei solcher Uferlosigkeit des Unternehmens, den sehr hohen Kosten, die es verursacht, hat die Preußische Akademie der Wissenschaften beschlossen, nach dem Erscheinen der vertraglich festgelegten Lieferungen, das noch 2–3 Jahre erfordert, das Unternehmen aufzugeben.

## 4d. Bericht über den »Zoologischen Bericht«.

Im Jahre 1937 sind die zweite Hälfte von Bd. 41, dann der 42. Bd. und vom 43. Bd. die Hefte 1–14 erschienen, auf 85 Bogen über 6300 Referate, bzw. Titel. Meinen alljährlich ausgesprochenen Dank an unseren Verleger Herrn Dr. FISCHER, Jena, und an die zahlreichen Referenten muß ich auch diesmal wiederholen.

## 4e. Vorheriger Druck von kurzen Inhaltsangaben der Vorträge.

Es war der Versuch gemacht worden, kurze Inhaltsangaben der Vorträge (bis 10 Zeilen) vor der Versammlung zu drucken, damit die Teilnehmer sich über den Inhalt der Vorträge vorher einigermaßen unterrichten können.

Der Kosten wegen soll in Zukunft davon abgesehen werden.

## Referate und Vorträge.

5. Herr Prof. F. ALVERDES (Marburg):

### Die Marburger Untersuchungen über das Lernvermögen niederer Tiere.

(Mit 5 Tabellen.)

Bisher veröffentlichten vier Marburger Autoren (BRAMSTEDT, SOEST, DILK, DIEBSCHLAG) Arbeiten über das Lernvermögen niederer Tiere; 5 Arten von Ciliaten, 2 Arten von Turbellarien und 4 Arten von Echinodermen wurden in zusammen 67 Versuchsreihen geprüft (Tabellen 1–5); z. Z. ist v. BORELL damit beschäftigt, die Untersuchungen fortzusetzen (vgl. Tabelle 2, Nr. 4).

Die Bedeutung all dieser Versuche liegt in folgendem. Sie zeigen, daß bereits Einzeller eine bisher nur den höheren Tieren zugeschriebene Fähigkeit, nämlich ein Lernvermögen, besitzen. Man gewinnt auf Grund dieser Feststellung nicht nur von den betreffenden Tieren selbst, sondern vom Lebendigen überhaupt ein Bild, das von dem bisher fast allgemein als gültig angenommen erheblich abweicht. Vor allem liefert dieses Ergebnis eine Widerlegung jeder lokalistischen und summenhaften Deutung des tierischen Verhaltens. Niemand mehr wird in Zukunft die niederen Tiere als Aggregate einzeln reagierender Teile und Organe auffassen können; denn Lernen setzt einen sehr erheblichen Grad der Zentralisierung aller Funktionen voraus. Die Frage nach der Lernfähigkeit der Tiere — auch der niederen — gehört in das Forschungsgebiet der Tierpsychologie; man muß bedauern, daß es heutzutage immer noch einige Zoologen gibt, die die Tierpsychologie nicht als eigenen Wissenschaftszweig anerkennen, sondern deren Ergebnisse als Anhängsel der Sinnes- und Reflexphysiologie behandelt zu sehen wünschen.

Die Mehrzahl der Marburger Versuche bezieht sich auf die Ausbildung einfacher Assoziationen zwischen einem unbedingten und einem bedingten Reiz (Tabellen 1–4); die durch BRAMSTEDT untersuchte Fähigkeit von *Paramaecium*, Raumformen zu erlernen (Tabelle 5), ist dagegen eine komplexere Leistung. Bei der Assoziationsbildung handelte es sich durchweg um Vermeidungsdressuren. Der unbedingte Reiz bestand also immer in einem Strafreiz. Er war so zu wählen, daß auf ihn von Anfang bis Ende unbedingt reagiert wurde; er durfte nicht zu stark sein, damit die Tiere nicht in allzu große Erregung gerieten [vgl. z. B. SOEST, S. 733, 739 u. 745; DIEBSCHLAG, S. 639]; er durfte aber auch nicht zu schwach sein, damit die Tiere sich nicht an ihn gewöhnten [SOEST, S. 740 u. 742; DILK, S. 49]. Der bedingte Reiz dagegen mußte zu Versuchsbeginn für das Verhalten unterschwellig bleiben; erst dadurch, daß die Tiere allmählich unbedingten und bedingten Reiz miteinander verknüpften, kamen schließlich bei Fehlen des Strafreizes Reaktionen allein auf den bedingten Reiz zustande.

Ob ein Reiz unbedingt oder bedingt beantwortet wird, kann von artlichen und individuellen Eigentümlichkeiten sowie von der Stärke des betreffenden Reizes abhängen. DILK und DIEBSCHLAG mußten zu optischen Versuchen diejenigen Individuen auswählen, die sich bei den Vorprüfungen als lichtindifferent erwiesen (Tabelle 1, Nr. 12–16; Tab. 2, Nr. 8 und 9). Größeren Lichtintensitäten gegenüber verhält sich *Stentor polymorphus* schwach photopositiv und verhalten sich *Stentor coeruleus* und *Stenostomum* schwach photonegativ [SOEST]; deshalb wurde bei der Dressur dieser Arten die Lichtstärke soweit herabgesetzt, daß Licht bzw. Dunkelheit nicht mehr einen unbedingten, sondern nur noch einen bedingten Reiz darstellten (Tabelle 1, Nr. 8–11; Tabelle 2, Nr. 6 und 7). Unter gewöhnlichen Umständen sind *Paramaecium*, *Stylonychia* und *Spirostomum* durchaus lichtindifferent; ein Unterscheidungsvermögen für Hell und Dunkel tritt bei ihnen jedoch nach einer Dressur hervor (BRAMSTEDT und SOEST, Tabelle 1, Nr. 1, 2, 4–7; Tabelle 2, Nr. 4 und 5). SOEST zeigte, daß *Stylonychia* individuell verschieden rauhempfindlich ist; daher wurde Rauh durch ihn als bedingter, durch BRAMSTEDT dagegen als unbedingter Reiz verwendet (Tabelle 3, Nr. 1 und 2; Tabelle 1, Nr. 4). Für kriechende Tierarten (*Stylonychia*, *Planaria*) kann Erschütterung als Strafreiz dienen (Tabelle 1–4); für das schwimmende *Paramaecium* kommt Erschütterung jedoch nur als bedingter Reiz in Betracht (Tabelle 4, Nr. 13).



Das durch die Marburger Untersucher nachgewiesene Lernvermögen ist nicht ein bloßes Laboratoriumsprodukt; vielmehr dürften Lernvorgänge bei den betreffenden Tieren auch während ihrer Auseinandersetzungen mit den Gegebenheiten der natürlichen Umwelt eine Rolle spielen. Denn die unbedingten und bedingten Reize waren überwiegend so beschaffen, daß sie jederzeit auch im natürlichen Lebensumkreis jener Tiere bedeutsam werden können. Ebenso dürften die Umstände, unter denen sich das Erfassen von Raumformen vollzog (Tabelle 5), nicht selten in der natürlichen Umwelt der Versuchstiere vorhanden sein. Nur elektrische Strafreize (Tabelle 1–4) sind künstliche Reize; doch konnte auf sie nicht völlig verzichtet werden, da sie sich leicht und genau anwenden lassen.

Nach meiner Überzeugung sind alle überhaupt nur denkbaren Einwände gegen die Richtigkeit der von den Marburger Autoren gemachten Angaben leicht zu entkräften. Man könnte vermuten, gelegentlich sei der Eindruck eines Lernerfolges durch spontane, nicht infolge einer Dressur herbeigeführte Verhaltensänderungen hervorgerufen worden. Zufällig hätten also die Tiere bei den Assoziationsversuchen an der betreffenden Grenze ihre Bahn geändert. Man könnte dies vor allem für *Stylonychia* anführen, wo — im Gegensatz zu den übrigen Versuchstieren — sich ein spontaner Richtungswechsel häufig ereignet. Mit dieser Frage hat sich SOEST (S. 728–732) eingehend beschäftigt und den echten Lernerfolg von den zufälligen Bahnänderungen klar zu unterscheiden vermocht. Gegen die BRAMSTEDTSchen Raumdressuren könnte man geltend machen, daß die Bahnen von *Paramaecium* auch in der natürlichen Umwelt allerlei Bogen und Winkel aufweisen. Hierzu ist zu bemerken, daß solche Bahnänderungen unter gewöhnlichen Umständen völlig regellos erfolgen; es kann jedoch kein Zufall gewesen sein, daß bei den BRAMSTEDTSchen Versuchen spitze Winkel nach Aufenthalt in einem Dreieck und rechte Winkel nach Aufenthalt in einem Viereck gehäuft auftraten und daß die einzelnen Wendungen gerade gemäß der Größe jenes Gefäßes erfolgten, das dem Tier zuvor 2–3 Stunden lang als Aufenthaltsraum gedient hatte [BRAMSTEDT, Abb. 8, 10–13, 15 und 16].

Ein anderer Einwand könnte lauten, unbeabsichtigte Veränderungen des Mediums hätten einen Lernerfolg vorgetäuscht. SOEST und DILK haben sorgfältig darauf geachtet, daß bei Verwendung elektrischer Strafreize das Wasser unver-

ändert blieb (vgl. z. B. die Kontrollversuche SOESTS [S. 737 u. 739]). Um zu zeigen, daß Erschütterungen nicht Unterschiede des Mediums an einer Hell-Dunkel-Grenze hervorrufen, verschob ich bei Nachprüfung des BRAMSTEDTSchen Versuches mit *Stylonychia* (Tabelle 1, Nr. 5) während und nach der Dressur ständig diese Grenze; die dressierten Versuchstiere wichen bei Aufhören der Strafreize stets vor Hell zurück, wo auch immer die Grenze sich befand. Und welche Veränderungen des Mediums sollten auf-

Tabelle 1.

## Dressur auf Vermeidung von Hell.

Verwendete Tierarten und ihre systematische Stellung: Ciliaten: *Paramecium caudatum*, *Stylonychia mytilus*, *Spirostomum ambiguum*, *Stentor coeruleus* und *polymorphus*, Turbellarien: *Stenostomum unicolor*, *Planaria gonocephala*, Echinodermen: *Astropecten bispinosus* und *spinulosus*, *Ophiothrix fragilis*, *Psammachinus microtuberculatus*.

Elektrische Streifreize: Gl. = Gleichstrom; W. = Wechselstrom. Ped.-Biß = Biß artfremder Pedicellarien. Erfolg: + = gut; +? = vermutlich gut; ± = z. T. gut; (±) = gering; — = fehlend. (Genauere Angaben über Dressurzeiten und Zahl der Bestrafungen finden sich in den Originalarbeiten.)

Nr.	Tierart	Syst. Stellg.	Autor und Orig.-Nr. d. Vers.	Strafreiz	bestraft	straffrei	Erfolg
1	<i>Paramecium</i>	Cil.	BRAMSTEDT 1	Heiß	Hell	Dunkel	+
2	<i>Paramecium</i>	Cil.	SOEST 1	Elektr. (Gl.)	Hell	Dunkel	+
3	<i>Paramecium</i>	Cil.	SOEST 4	Kalt	Hell	Dunkel	—
4	<i>Stylonychia</i>	Cil.	BRAMSTEDT 1	Rauh	Hell	Dunkel	+
5	<i>Stylonychia</i>	Cil.	BRAMSTEDT 2	Erschütterg.	Hell	Dunkel	+
6	<i>Spirostomum</i>	Cil.	SOEST 4	Berührg.	Hell	Dunkel	+
7	<i>Spirostomum</i>	Cil.	SOEST 1	Elektr. (W.)	Hell	Dunkel	+
8	<i>Stentor coeruleus</i> schwimmend	Cil.	SOEST	Elektr. (W.)	Hell	Dunkel	+
9	<i>Stentor coerul.</i> sitzend	Cil.	SOEST	Elektr. (W.)	Belichtg.	Verdklg.	±
10	<i>Stentor polym.</i> sitzend	Cil.	SOEST 1	Elektr. (W.)	Belichtg.	Verdklg.	±
11	<i>Stenostomum</i>	Turb.	SOEST 1	Elektr. (W.)	Hell	Dunkel	+
12	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 9	Elektr. (Gl.)	Hell	Dunkel	+
13	<i>Planaria</i> hungernd	Turb.	DILK 9	El. (Gl., W.)	Hell	Dunkel	+
14	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 7	Ped.-Biß	Hell	Dunkel	±
15	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 5	Erschütterg.	Bel. stark	Verdklg.	+
16	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 5	Erschütterg.	Bel. diff.	Verdklg.	—

getreten sein, wenn durch Erschütterung oder durch Pedicellarienbiß als Straffrei auf Beachtung von Untergrundverschiedenheiten (Tabelle 3, Nr. 2–6, 8–12; Tabelle 4, Nr. 11) dressiert wurde? Gegen die BRAMSTEDTSchen Raumdressuren könnte geltend gemacht werden, bei der Überführung der Tiere vom einen Gefäß ins andere würde ein Teil der bisherigen Kulturflüssigkeit mit

übertragen und das Tier vollzöge lediglich Vermeidungsreaktionen an der Grenze zwischen alter und neue Flüssigkeit. Wer diese Ansicht vertritt, der hat zunächst einmal zu beweisen, daß die Kulturflüssigkeit Dreiecksgestalt bei der Übertragung aus einem Dreieck und Vierecksgestalt bei der Übertragung aus einem Viereck beibehält [vgl. BRAMSTEDT, Abb. 8, 9, 11–16].

Ein anderer Einwand könnte dahingehen, es habe sich bei sämtlichen Assoziationsversuchen (Tabelle 1–4) nicht um echtes

Tabelle 2.  
Dressur auf Vermeidung von Dunkel.

Nr.	Tierart	Syst. Stellg.	Autor und Orig.-Nr. d. Vers.	Strafreiz	bestraft	straffrei	Er-folg
1	<i>Paramaecium</i>	Cil.	BRAMSTEDT 3	Heiß	Dunkel	Hell	—
2	<i>Paramaecium</i>	Cil.	SOEST 3	Kalt	Dunkel	Hell	—
3	<i>Paramaecium</i>	Cil.	SOEST 2	Elektr. (Gl.)	Dunkel	Hell	—
4	<i>Stylonychia</i>	Cil.	V. BORELL	Erschütterg.	Dunkel	Hell	+?
5	<i>Spirostomum</i>	Cil.	SOEST 2	Elektr. (W.)	Dunkel	Hell	±
6	<i>Stent. polym.</i> sitzend	Cil.	SOEST 2	Elektr. (W.)	Verdklg.	Belichtg.	+
7	<i>Stenostomum</i>	Turb.	SOEST 2	Elektr. (W.)	Dunkel	Hell	+
8	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 10	Elektr. (Gl.)	Dunkel	Hell	±
9	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 8	Ped.-Biß	Dunkel	Hell	+

Lernen, sondern nur um Gewöhnung (Adaptationsänderungen), gehandelt. Die Tiere seien durch die Strafreize gezwungen worden, gewisse Zeit hindurch in der »erlaubten« Zone zu verweilen, sie hätten sich währenddessen an diese Zone angepaßt und wendeten sich später lediglich deswegen bei Erreichen der Grenze ab. Daß dieser Einwand nicht stichhaltig ist, läßt sich leicht zeigen. Man hält die Tiere eine entsprechende Zeitlang unter den Bedingungen der »erlaubten« Zone, ohne ihnen Gelegenheit zu geben, in die Bedingungen des »verbotenen« Gebietes hineinzugelangen. Erst nach Ablauf der betreffenden Zeit schafft man die Möglichkeit, daß die Tiere die in Frage kommende Grenze überschreiten; dann kam es bei keinem der Kontrollversuche zu jenen Vermeidungsreaktionen, wie sie für Assoziationsversuche charakteristisch sind [vgl. hierzu vor allem auch DIEBSCHLAG, S. 647 u. 648].

Vielleicht aber wird fälschlicherweise ein Dressurerfolg deswegen angenommen, weil die mehrfach hintereinander einwirkenden Strafreize eine allgemeine Sensibilisierung gegenüber sonstigen, zuvor unterschwelligen Reizen hervorrufen? SGONINA gibt Derartiges für die Leukocyten von Amphibien an. Sowohl durch

häufigere Änderung der Lichtintensität wie auch durch mehrfache Erschütterung sollen die Leukocyten lichtempfindlicher werden; so könne bei diesem Objekt ein Dressurerfolg vorgetäuscht werden. Die Ausführungen SGONINAS erscheinen mir nicht überzeugend, da nur eine verhältnismäßig geringe Zahl von Versuchen angestellt wurde. (Dieser Autor spricht übrigens irrtümlicherweise durchgehend von »unbedingten« Reizen, wo er »bedingte« meint!). Angenommen aber, die Angaben SGONINAS bestünden zu Recht,

Tabelle 3.  
Dressur auf Vermeidung eines **nicht-ebenen** Untergrundes.

Nr.	Tierart	Syst. Stellg.	Autor und Orig.-Nr. d. Vers.	Strafreiz	bestraft	straffrei	Er-folg
1	<i>Stylonychia</i>	Cil.	SOEST 3	Elektr. (W.)	Rauh	Glatt	+
2	<i>Stylonychia</i>	Cil.	SOEST 1	Erschütterg.	Rauh	Glatt	+
3	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 1	Erschütterg.	Rauh	Glatt	+
4	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 1	Ped.-Biß	Rauh	Glatt	±
5	<i>Ophiothrix</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 1	Ped.-Biß	Rauh	Glatt	±
6	<i>Psammechinus</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 1	Ped.-Biß	Rauh	Glatt	+?
7	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 11	Ped.-Biß	Rauh- Dunkel	Glatt- Hell	+
8	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 5	Ped.-Biß	Rauh	Gewellt	+
9	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 3	Erschütterg.	Gewellt	Glatt	+
10	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 3	Ped.-Biß	Gewellt	Glatt	±
11	<i>Ophiothrix</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 3	Ped.-Biß	Gewellt	Glatt	±
12	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 8	Erschütterg.	Senkr. Wand	Horiz.	+
13	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 6	Ped.-Biß	Gewellt	Rauh	(±)

so stellen sie keineswegs eine Widerlegung unserer Marburger Dressuren dar; denn es wäre unzulässig, von den Leukocyten unmittelbar auf die durch die Marburger Autoren verwendeten Tierarten zu schließen. Bei SGONINA selbst findet sich übrigens ein solcher Schluß nicht.

Wie ein roter Faden zieht sich durch die Veröffentlichungen der vier Marburger Untersucher die immer erneute Feststellung, daß der unbedingte Reiz nicht zu beliebigen Zeiten einwirken darf, sondern daß er immer erst kurz nach dem bedingten zu setzen sei; andernfalls ist das Tier nicht imstande, die beiden Reize miteinander zu verknüpfen [vgl. DILK, S. 52, 57, 65 u. 76; DIEBSCHLAG, S. 639]. Ausführlich legt DILK [S. 52] dar, daß *Planaria* durch Erschütterungen als Strafreiz nicht bloß in einen allgemeinen Erregungszustand versetzt wird und daß nicht etwa lediglich hierdurch Schreckreaktionen vor Rauh herbeigeführt werden (Tabelle 3, Nr. 3). Würde es sich um allgemeine Sensibilisierungen handeln,



so hätten die Dressuren auf Vermeidung eines glatten zugunsten eines nicht-ebenen Untergrundes in keinem einzigen Falle gelingen können (siehe jedoch Tabelle 4, Nr. 2–12, vor allem Nr. 11). Im übrigen ist v. BORELL z. Z. damit beschäftigt, eingehende Kontrollversuche auszuführen, ob es möglich ist, Ciliaten gemäß dem genannten Einwand durch Reizungen so für zuvor unterschwellige Reize zu sensibilisieren, daß sich der gleiche Erfolg wie bei den BRAMSTEDTSchen und SOESTSchen Dressuren ergibt.

Tabelle 4.

Dressur auf Vermeidung eines **glatten** Untergrundes (Nr. 1–12)  
bezw. von **Erschütterung** (Nr. 13).

Nr.	Tierart	Syst. Stellg.	Autor und Orig.-Nr. d. Vers.	Strafreiz	bestraft	straffrei	Erfolg
1	<i>Stylonychia</i>	Cil.	SOEST 2	Erschütterg.	Glatt	Rauh	—
2	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 2	Erschütterg.	Glatt	Rauh	(±)
3	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 7	El. (Gl., W.) Zusatzreiz: diff. Licht	Glatt	Rauh	+
4	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 2	Ped.-Biß	Glatt	Rauh	(±)
5	<i>Ophiothrix</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 2	Ped.-Biß	Glatt	Rauh	(±)
6	<i>Psammecinus</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 2	Ped.-Biß	Glatt	Rauh	(±)
7	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 10	Ped.-Biß	Glatt-Hell	Rauh-Dunkel	(±)
8	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 4	Erschütterg.	Glatt	Gewellt	(±)
9	<i>Planaria</i>	Turb.	DILK 6	Erschütterg. Zusatzreiz: diff. Licht	Glatt	Gewellt	+
10	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 4	Ped.-Biß	Glatt	Gewellt	(±)
11	<i>Ophiothrix</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 4	Ped.-Biß	Glatt	Gewellt	±
12	<i>Astropecten</i>	Ech.	DIEBSCHLAG 9	Ped.-Biß	Glatt-Dunkel	Gewellt-Hell	(±)
13	<i>Paramaecium</i>	Cil.	BRAMSTEDT 5	Heiß	Erschütterung	keine Erschütterung	+

Bisher haben seine Versuche jedoch immer nur gezeigt, daß dies nicht möglich ist. Nach DIEBSCHLAG [S. 645] gelingt bei *Astropecten* die Dressur auf Vermeidung von Rauh zugunsten von Gewellt besser als zugunsten von Glatt (Tabelle 3, Nr. 8 und 4); dies ist darauf zurückzuführen, daß das »erlaubte« Gewellt erregend, d. h. sensibilisierend auf die Tiere wirkt. Hier sieht man, welche Bedeutung in manchen Fällen einer allgemeinen Sensibilisierung zukommt: sie befähigt dann die Tiere, Unterschiede genauer zu beachten und sich gedächtnismäßig besser einzuprägen.

Andressieren ließ sich den Tieren immer nur etwas, das ihrer Natur gemäß war; wenn allzustarke Tendenzen des Tieres einem

Dressurversuch entgegenstanden, mißlang er (siehe insbesondere Tabelle 2, Nr. 1–3; Tabelle 4, Nr. 1). Durch die Strafreize wurden in gewissen Fällen zuvor latente Tendenzen geweckt; auch hier darf man von einer allgemeinen Sensibilisierung sprechen. So beobachtete SOEST [S. 725], daß bei dem fehlgeschlagenen Versuch, *Paramaecium* auf Vermeidung von Dunkel zu dressieren (Tabelle 2, Nr. 3), entgegen den elektrischen Strafreizen eine schwache Tendenz für Dunkel erschien. Bei *Stenostomum* gelang

Tabelle 5.

Raumdressuren mit *Paramaecium* nach BRAMSTEDT.

○ = Kreis von 1 cm Durchmesser; kl. △ = gleichseitiges Dreieck von 0,8 cm Seitenlänge; kl. □ = Quadrat von 0,7 cm Kantenlänge; gr. △ = gleichseitiges Dreieck von 1,9 cm Seitenlänge; gr. □ = Quadrat von 1 cm Kantenlänge; ○ 4 cm = Kreis von 4 cm Durchmesser.

Die Überführung der Versuchstiere vom einen ins andere Gefäß geschah jeweils nach 2–3 Stunden.

I–XVI = Versuchsreihe I–XVI; der Versuch XII wurde wegen der Ähnlichkeit der beiden Gefäße nur einmal durchgeführt.

		Aus				
		○	kl. △	kl. □	gr. △	gr. □
In	○	—	V	IX	XIII	XIV
	kl. △	I	—	X	—	—
	kl. □	II	VII	—	—	—
	gr. △	III	VI	XI	—	—
	gr. □	IV	VIII	(XII)	—	—
	○ 4 cm	—	XV	XVI	—	—

die Dressur auf Vermeidung von Dunkel (Tabelle 2, Nr. 7); doch stellte SOEST [S. 746] gelegentlich einen Widerstreit zwischen Tendenz und Dressur fest, indem die Tiere in einigen Fällen zurückzuckten, wenn sie vom Dunkel her ins Helle kamen. Hier aber war die Tendenz nicht stark genug, um die Dressur auf Vermeidung von Dunkel zu vereiteln.

Von besonderem Interesse sind jene Dressuren, die in beiden Richtungen gelingen, bei denen sich also sowohl die Vermeidung des einen wie des anderen der beiden gegensätzlichen, anfangs unterschwelligen Faktoren andressieren läßt (Vermeidung von Hell bzw. Belichtung: Tabelle 1, Nr. 4–7, 10–12, 14; Vermeidung von Dunkel bzw. Verdunkelung: Tabelle 2, Nr. 4–9; Vermeidung von Gewellt: Tabelle 3, Nr. 11; Vermeidung von Glatt: Tabelle 4,

Nr. 11). Dressiert man hier gleichsinnig mit einer beim Tier vorhandenen Tendenz, so ist der Erfolg ein rascherer und vollkommener, als wenn man entgegen einer solchen Tendenz dressiert; aus den Unterschieden des Dressurerfolges kann man die Stärke der betreffenden Tendenz unmittelbar ablesen.

Besonders bei diesen Dressuren wird deutlich, daß eine Erklärung durch allgemeine Sensibilisierung versagt. Bei manchen Arten gelingt sowohl die Dressur auf Vermeidung von Hell wie von Dunkel (Tabelle 1 und 2); würde es sich hierbei lediglich um eine allgemeine Sensibilisierung handeln, so müßten die Tiere nach einer Anzahl von Bestrafungen bei jeder Grenzüberschreitung (von Hell nach Dunkel sowie von Dunkel nach Hell) Abwendungen ausführen; jedoch weicht ein auf Vermeidung von Hell dressiertes Tier nur vor Hell und ein auf Vermeidung von Dunkel dressiertes Tier nur vor Dunkel zurück.

Den in beiden Richtungen gelingenden Dressuren stehen jene anderen gegenüber, die nur in einer Richtung durchführbar sind, bei denen sich also nur die Vermeidung des einen der beiden zu Versuchsbeginn unterschwelligen Faktoren mit Sicherheit andressieren läßt, während der Gegenversuch häufig oder stets mißlingt. (Gelungen: Vermeidung von Hell bzw. Rauh bzw. Gewellt: Tabelle 1, Nr. 1 und 2; Tabelle 3, Nr. 1–11; völlig oder fast völlig mißlungen: Vermeidung von Dunkel bzw. Gewellt bzw. Glatt: Tabelle 2, Nr. 1–3; Tabelle 3, Nr. 13; Tabelle 4, Nr. 1, 2, 4–8, 10, 12). War der Erfolg nur gering, oder fehlte er, so lag eine Tendenz der Versuchstiere vor, die durch die Dressur nicht zu überwinden war. Die Unterschiede, die bei Echinodermen bezüglich der Vermeidung von Rauh, Gewellt und Glatt auftraten, konnte DIEBSCHLAG [S. 642–646, 650] darauf zurückführen, daß die Tiere den weniger gegliederten Untergrund zur Lokomotion, den gegliederten dagegen zur Ruhe bevorzugten. (WAWRZYŃCZYK gibt an, bei Ciliaten Erfolge gewonnen zu haben, die über die bisher in Marburg erzielten hinausgehen; da seine Methodik eine andere als die unsrige war, kann hier zu seinen Ausführungen nicht Stellung genommen werden.)

Für das bisher bei Ciliaten, Turbellarien und Echinodermen festgestellte Lernen läßt sich folgende Definition geben: Während eines Lernvorganges bilden die Tiere subjektive Verknüpfungen, die eine Zeitlang bewahrt werden und sich daher später auch auswirken, wenn der für das Lernen maßgebende Faktor fehlt. Diese

Definition paßt sowohl auf die Assoziationsversuche (Tabelle 1–4) wie auf die Raumdressuren (Tabelle 5). Denn bei den Assoziationsversuchen werden unbedingter und bedingter Reiz, bei den Raumdressuren werden die Gefäßwände in ihrer Größe und wechselseitigen Lage miteinander verknüpft; und während der Prüfung des Dressurerfolges fehlt als »Lernfaktor« bei den ersteren Versuchen der Strafreiz, bei den letzteren das betreffende Gefäß. Will man bei den Assoziationsversuchen zur Erklärung des Dressurergebnisses die Bezeichnung »Sensibilisierung« mitverwenden, so kann dies nur in der Form geschehen, daß man sagt, das Tier werde infolge einer allmählich hergestellten Reizverknüpfung für einen zuvor unterschweligen Reiz »sensibilisiert«.

Vielleicht wendet man gegen unsere Versuche an Ciliaten ein, man dürfe hier nicht von Lernen sprechen, denn für ein echtes Lernen sei ein morphologisch differenziertes Zentrum (bzw. ein Zentralnervensystem) Voraussetzung. Doch zeigen sämtliche Versuche, daß man bei Ciliaten, Turbellarien und Echinodermen grundsätzlich die gleichen Ergebnisse erzielen kann. Der Ciliat vermag also vermittels der einzigen seinen Organismus bildenden Zelle in ähnlicher Weise zu lernen, wie die Vielzeller (Turbellarien und Echinodermen) dies unter Zuhilfenahme ihrer Nervenzellen tun. Was sich beim Lernen in der Ciliatenzelle und in den Nervenzellen abspielt, ist uns auf gleiche Weise unbekannt; wir sind also in dieser Hinsicht bezüglich der Nervenzellen nicht besser daran als bezüglich der Ciliatenzelle. Seit langem gehört es zum gesicherten Bestand der Wissenschaft, daß die Einzeller den Vielzellern hinsichtlich Ernährung, Fortpflanzung, aktiver Bewegung usw. grundsätzlich gleichen; durch die Marburger Dressuren ist die Kenntnis einer weiteren Übereinstimmung hinzugekommen, daß nämlich Einzeller und Vielzeller auch in ähnlicher Weise zu lernen vermögen. Wenn das Lernen sich bei Ciliaten langsamer als bei Turbellarien und Echinodermen vollzieht, so erklärt sich dies daraus, daß die letztgenannten Tierformen ein Zentralnervensystem besitzen; in diesem Unterschied tut sich also die Bedeutung des Zentralnervensystems kund. Auf den Einwand, zum echten Lernen gehöre ein Bewußtsein, brauche ich nicht näher einzugehen; denn eine Entscheidung darüber, wie es um das Bewußtsein der Tiere steht, ist uns ein für allemal versagt.

Mehrfach wurde mir die Frage vorgelegt, ob man die Marburger Dressuren nicht unter Verzicht auf die Annahme eines »psychischen« Faktors durch die Entstehung irgendwelcher »Stoffe«



(Hormone, Enzyme u. dgl.), die die Veränderungen des Verhaltens hervorriefen, erklären könne. Hierzu sei zunächst bemerkt, daß keiner von uns im Zusammenhang mit unseren Dressuren von einem »psychischen Faktor« gesprochen hat. Sodann ist darauf hinzuweisen, daß man für jedes Lebensgeschehen — beim Einzeller ebenso wie beim Menschen — eine stoffliche Grundlage anzunehmen hat. Ohne Stoffumsetzungen kein Lebensvorgang und also auch keine Gedächtnisleistung; und zwar gilt dies sowohl für die Ciliatenzelle wie für die Nervenzellen der Metazoen.

Bezüglich der Deutung des gesamten tierischen Verhaltens stehen meine Schüler und ich auf dem Boden einer ganzheitlichen Betrachtung (vgl. meine 1937 gegebene Zusammenfassung). Damit ist nicht gemeint, es dürfe nicht analysiert, experimentiert und experimentell eingegriffen werden (was näher auszuführen angesichts der hier besprochenen Versuche sich wohl erübrigt). Worin liegt nun die Überlegenheit der Ganzheitsbetrachtung gegenüber jeder lokalistischen und summenhaften Betrachtung; und worin besteht ihr heuristischer Wert? Hier seien als Beispiel nur unsere Dressurversuche genannt. Hätten wir in den Ciliaten, Turbellarien und Echinodermen nicht Individualitäten (d. h. primäre Ganzheiten) gesehen, sondern nur Aggregate mehr oder weniger isoliert reagierender Teile [vgl. KOEHLER (1931), S. 41, betr. des *Paramecium*; (1933), S. 168–169, betr. des Seesterns], so wäre der Gedanke, Versuche über das Lernvermögen dieser Tiere anzustellen, nie aufgetaucht, und es würde uns demgemäß jede Kenntnis über diese bei ihnen vorhandene höhere Fähigkeit fehlen.

### Schrifttum.

- ALVERDES, F., Acht Jahre tierpsychologischer Forschung im Marburger Zoologischen Institut. S.-B. Ges. Naturwiss. Marburg **72** (1937). — BRAMSTEDT, F., Dressurversuche mit *Paramecium caudatum* und *Stylonychia mytilus*. Z. vergl. Physiol. **22** (1935). — DIEBSCHLAG, E., Ganzheitliches Verhalten und Lernen bei Echinodermen. Z. vergl. Physiol. **25** (1938). — DILK, F., Ausbildung von Assoziationen bei *Planaria gonocephala*. Z. vergl. Physiol. **25** (1938). — KOEHLER, O., Die Orientierung von Pflanze und Tier im Raum. II. Zoologischer Teil. Biol. Zbl. **51** (1931). — Ders., Das Ganzheitsproblem in der Biologie. Schrift. Königsberger Gel. Ges. Naturw. Kl. **9** (1933). — SGOININA, K., Lebendbeobachtungen an Leukoeyten von Amphibien. Zool. Anz. **122** (1938). — SOEST, H., Dressurversuche mit Ciliaten und rhabdoccelen Turbellarien. Z. vergl. Physiol. **24** (1937). — WAWRZYŃCZYK, S., Untersuchungen über das Gedächtnis von *Spirostomum ambiguum major*. Acta Biol. exper. (Warszawa) **11** (1937). — Ders., Die Reaktionen von *Paramecium caudatum* auf Lichtreize. Trav. Soc. sci. Wilno, Cl. sci. math. **12** (1938).

6. Herr Prof. KONRAD HERTER (Berlin):

## Die Beziehungen zwischen Vorzugstemperatur und Hautbeschaffenheit bei Mäusen.

(Mit 6 Abbildungen.)

Auf der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft vor drei Jahren in Stuttgart<sup>1</sup> berichtete ich über Versuchsergebnisse mit grauen und weißen Hausmäusen, aus denen unter anderem hervorging, daß die Höhe der Vorzugstemperatur oder des thermotaktischen Optimum bei der grauen Hausmaus im Mittel  $+ 37,3^{\circ}\text{C}$  und bei der weißen  $+ 34,6^{\circ}\text{C}$  beträgt. Die  $F_1$ -Bastarde der beiden Formen haben die Vorzugstemperaturen der weißen Mäuse. Bei weiteren Kreuzungen spalten die Höhen der Vorzugstemperaturen auf. Die Vorzugstemperatur, d. h. die Vorliebe für eine bestimmte Temperaturhöhe, verhält sich genetisch demnach wie viele morphologische und physiologische Merkmale, die als Art- oder Rasseigenschaften bewertet werden.

Schon damals hatte ich vermutet, daß diese »Vererbung einer Vorliebe« nur scheinbar sein könnte, und daß das, was vererbt wird, nicht das »quantitative Empfindungsmerkmal« Vorzugstemperatur ist, sondern, daß die Höhe der Vorzugstemperatur von erblichen morphologischen oder physiologischen Faktoren abhängt.

Es ist anzunehmen, daß die Höhe der Vorzugstemperatur, d. h. der Bodentemperatur, die die Mäuse als »angenehm« empfinden, in Beziehung steht zu der Höhe der Temperatur, in der sich die Thermorezeptoren des Bauches befinden. Diese Rezeptoren liegen wahrscheinlich in der Cutis, sind also von der Außenwelt durch die Epidermis und die Bauchbehaarung getrennt. Ihre Temperatur muß abhängen: von der bei Homoiothermen annähernd konstanten Innentemperatur des Körpers, die im Rectum gemessen, für beide Mäuseformen gleich (etwa  $+ 37,5^{\circ}\text{C}$ ) ist, und andererseits von der Wärmeaufnahme und -abgabe durch die wärmeisolierenden Schichten der Epidermis und der Haarbekleidung. Die Höhe der Bodentemperatur, die an den Rezeptoren die optimale Empfindung hervorruft, müßte also durch Veränderungen an der Epidermis oder an der Behaarung verschoben werden können.

<sup>1</sup> Ver. Dtsch. Zool. Ges. 1935, 31–39 u. Z. vergl. Physiol. 23 (1936) 605–650.

Um festzustellen, ob dies der Fall ist, habe ich — in Zusammenarbeit mit Herrn Dr. K. SGONINA — Mäuse in extrem hohen und in extrem tiefen Umgebungstemperaturen gehalten; von dem Gedanken ausgehend, daß dadurch die wärmeregulatorischen Einrichtungen der Haut auch morphologisch verändert werden könnten. Nachdem bei den Mäusen, die bis dahin in Zimmertemperatur von durchschnittlich  $+20^{\circ}\text{C}$  gelebt hatten, die Vorzugstemperaturen festgestellt waren, kamen sie in geheizte Terrarien oder in Käfige, die im Winter im Freien standen. In gewissen zeitlichen

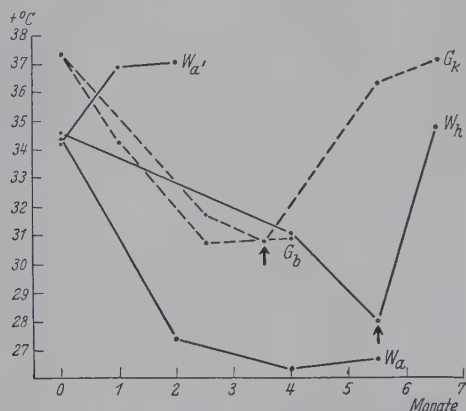


Abb. 1. Veränderungen der Vorzugstemperaturhöhen von Mäusen in hohen und tiefen Umgebungstemperaturen. Abszisse: Dauer des Aufenthaltes. Ordinate: Höhen der Vorzugstemperaturen (Mittelwerte aus je 50 Ablesungen).  $W_a$  = weiße Maus, die  $5\frac{1}{2}$  Monate in »Wärme« lebte.  $W_h$  = weiße Maus, die  $5\frac{1}{2}$  Monate in »Wärme« und dann 1 Monat in Zimmertemperatur lebte.  $W_{a'}$  = weiße Maus, die 2 Monate in »Kälte« lebte.  $G_k$  = graue Maus, die 4 Monate in »Wärme« lebte. Die Pfeile bezeichnen die Zeitpunkte, in denen die Mäuse wieder in Zimmertemperatur kamen.

Abständen wurden dann die Vorzugstemperaturen wieder geprüft. Es zeigte sich, daß bei den »Wärmemäusen« die Vorzugstemperaturen erheblich sinken, bei den »Kältemäusen« ansteigen. Werden die »Wärmemäuse« wieder in Zimmertemperatur gebracht, so steigt die Vorzugstemperatur wieder auf die normale Höhe (Abb. 1). Bei weißen Mäusen, die in drei Generationen in den Wärmekäfigen geboren wurden, lagen die Vorzugstemperaturen zwischen  $+31$  und  $+33\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ , also um  $1-3\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$  tiefer als bei den normalen. Auch bei ihnen erhöhten sie sich nach der Zurückbringung in Zimmertemperatur auf das normale Maß. Drei in dritter Generation in der Wärme geborene weiße Mäuse, die für einen Monat in die Kälte kamen, hatten ihre Vorzugstemperaturen im Mittel von  $+32,85^{\circ}\text{C}$  auf  $36,37^{\circ}\text{C}$  erhöht (Abb. 2).

Von allen Mäusekategorien wurden einige Exemplare nach der Feststellung der Vorzugstemperaturen getötet und die Bauchhäute untersucht. Nach Rasierung der rechten hinteren Bauchhälfte präparierte ich die in der Abb. 3 bezeichneten beiden Hautstücke ab. Stück I wurde nach Formolfixierung eingebettet und sagittal geschnitten ( $20\mu$ ), während Stück II zur Herstellung eines Flächenpräparates diente.

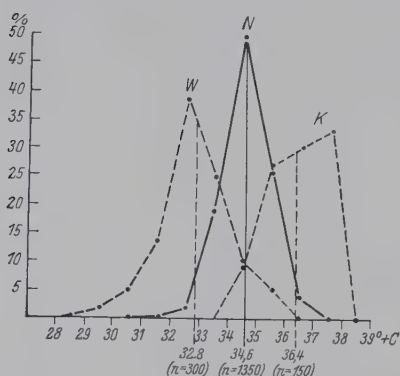


Abb. 2. Variationskurven der Vorzugstemperaturen weißer Mäuse. Abszisse: Bodentemperaturen. Ordinate: Frequenz in Prozenten. Senkrechte Linien: Mittelwerte der Vorzugstemperaturen. N = »normale« Mäuse. W = in 3. Generation in »Wärme« geborene Mäuse. K = drei der vorigen nach 1 Monat Aufenthalt in »Kälte«.

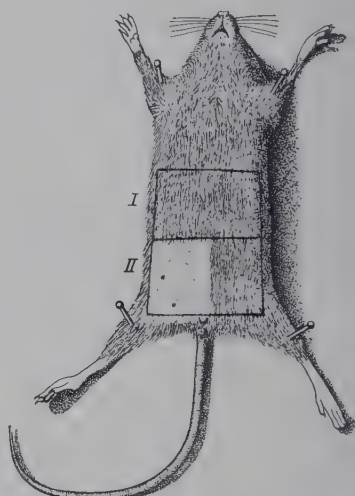


Abb. 3. Ungefähre Lage und Ausdehnung der abpräparierten Hautstücke. Punktiert = rasierte Fläche.

Von den Stücken II fertigte ich mit dem Projektionszeichenapparat Skizzen von einer bestimmten Stelle des rasierten Teiles an. Auf diesen Zeichnungen wurden für flächengleiche Bezirke die Haarstoppeln gezählt. Die so für die einzelnen Kategorien erhaltenen Mittelwerte der Haaranzahl pro Flächeneinheit zeigt Tabelle 1.

Tabelle 1.

Mäuse		Anzahl der Haare pro Flächeneinheit	Anzahl d. Mäuse	Anzahl d. Zählungen
weiße	»normal« . . . . .	$43,75 \pm 3,75$	10	40
	»Wärmemäuse« . . . . .	$43,75 \pm 4,80$	8	32
	»F <sub>1</sub> -Wärmemäuse« . . . . .	$48,50 \pm 5,10$	10	40
	»F <sub>2</sub> -Wärmemäuse« . . . . .	$49,17 \pm 4,99$	9	36
	»Kältemäuse« . . . . .	$49,29 \pm 5,25$	7	28
graue	»normal« . . . . .	$72,22 \pm 7,89$	9	36
	»Wärmemäuse« . . . . .	$68,25 \pm 6,20$	10	40



Die Haaranzahl pro Flächeneinheit verändert sich nicht durch den Aufenthalt in der Wärme oder in der Kälte. Die grauen Hausmäuse haben ein erheblich dichteres Fell als die weißen (Abb. 4).

Auf den Schnitten durch die Bauchhäute wurden für jede Maus an 10 Stellen mit dem Okularmikrometer die Dicken der beiden Hauptepidermisschichten, des Stratum corneum und des Stratum germinativum, gemessen. Die Dicken sind in Tabelle 2 in Teilstrichen angegeben.

Tabelle 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	
	Mäuse	Dicke der ganzen Epidermis Teilstriche	Dicke des Strat. germ. Teilstriche	Dicke des Strat. corn. Teilstriche	Vorzugstemperatur + °C	Anz. d. histolog. unters. Mäuse	Anzahl der Hautmessungen	
1	weiße	»normal« . . . . .	3,84 ± 0,28	3,01	0,83	34,60	7	70
2		»Wärmemaus« (3 Mon.).	2,60 ± 0,46	2,08	0,52	32,44	1	10
3		»F <sub>1</sub> -Wärmemäuse« . .	2,85 ± 0,19	2,20	0,65	32,26	9	90
4		»F <sub>2</sub> -Wärmemäuse« . .	2,61 ± 0,16	1,97	0,64	33,04	9	90
5		»F <sub>3</sub> -Wärmemäuse« . .	2,60 ± 0,21	1,84	0,76	32,85	3	30
6		»Wärmemaus« 1 Mon. in Zimmertemperatur	4,10 ± 0,69	3,25	0,85	34,82	1	10
7		»Kältemäuse« . . . .	5,25 ± 0,69	3,33	1,92	36,20	2	20
8		»F <sub>3</sub> -Wärmemäuse« 1 Mon. in »Kälte« . .	2,93 ± 0,28	1,87	1,06	36,37	3	30
9	graue	»normal« . . . . .	2,36 ± 0,19	1,80	0,56	37,33	7	70
10		»Wärmemaus« (4 Mon.).	1,52 ± 0,31	1,20	0,32	31,02	1	10
11		»Wärmemaus« 3 Mon. in Zimmertemperatur .	2,46 ± 0,44	1,89	0,57	37,14	1	10

Es ist ganz deutlich, daß durch den Einfluß der Umgebungstemperatur die Dicke der Epidermis verändert wird (Spalte 3). Sie wird in der Wärme vermindert (Reihe 2–5, 10) und in der Kälte vergrößert (Reihe 7). Dazu parallel geht die Senkung der Vorzugstemperatur bei den »Wärmemäusen« und ihre Erhöhung bei den »Kältemäusen« (Spalte 6). Nach Zurückbringung der »Wärmemäuse« in Zimmertemperatur nimmt die Epidermis wieder etwa die Stärke der »normalen« an, und die Vorzugstemperatur erhöht sich auch wieder auf deren Maß (Reihe 6 und 11). Ferner sehen wir, daß die Epidermisverdünnung bei den »Wärmemäusen« hauptsächlich durch Verminderung des Stratum germinativum, die Verdickung bei den »Kältemäusen« durch Vermehrung des Stratum

corneum hervorgerufen wird (Spalte 4, 5). Dies wird besonders deutlich bei Betrachtung der Schnitte (Abb. 5), auf denen wir auch sehen, daß die Epidermis der normalen grauen Maus wesentlich dünner als die der weißen ist (Tabelle 2, Reihe 1 und 9). Auf einige interessante Einzelheiten, namentlich in bezug auf die in der Wärme geborenen Mäuse, kann hier nicht eingegangen werden (siehe die ausführliche Arbeit).

Die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen sind, daß bei der gleichen Mäuseform die Höhe der Vorzugstemperatur von der Dicke der Epidermis, die durch

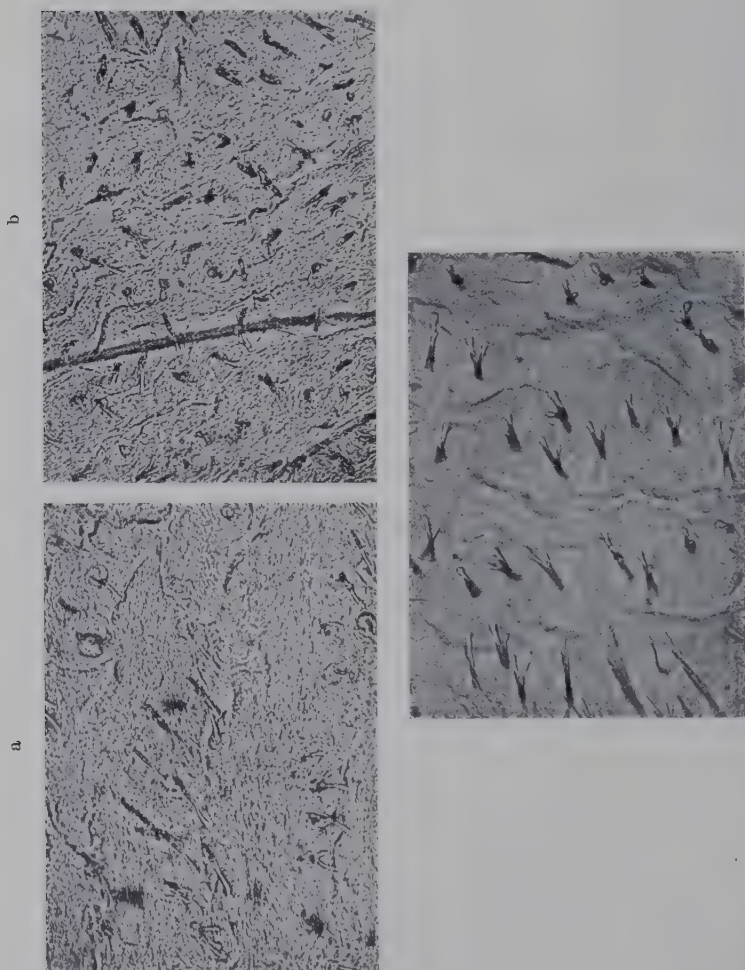


Abb. 4. Rasierte Bauchhäute. *a* — normale weiße Hausmaus (Weißer Bastard), *b* — normale graue Hausmaus (Graue Hausmaus), *c* — F<sub>1</sub>-Bastard von weißer und grauer Hausmaus (Weiß-Graue Hausmaus). Alle Aufnahmen sind mit der gleichen Vergrößerung gemacht.

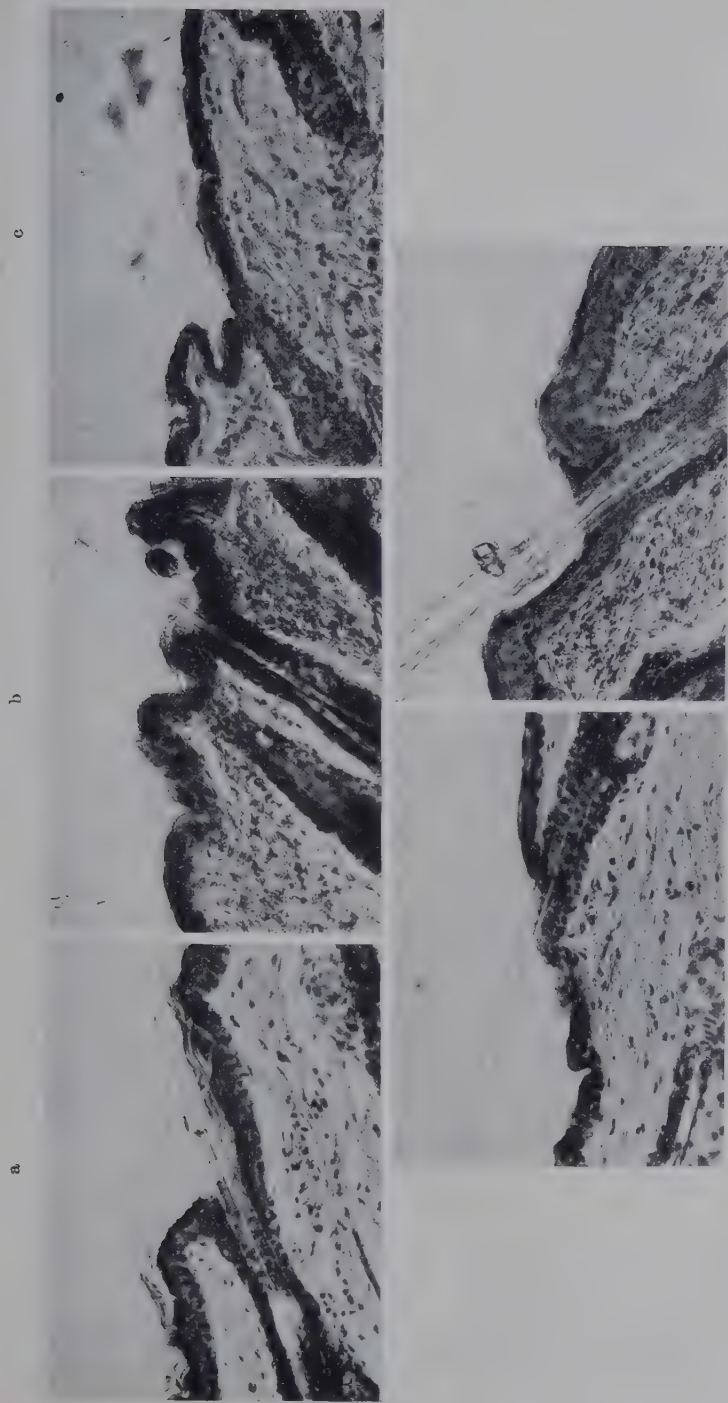


Abb. 5. Sagittale Längsschnitte (20  $\mu$ ) durch Bauchhäute zum Vergleich der Epidermisdicken. *a* — normale weiße Hansmans (H'i 2), *b* — *F*-Bastard von weißer und grauer Hansmans (H'a 2), *c* — normale graue Hansmans (H'a 2), *d* — weiße „Kältemaus“ (H'a 2), *e* — weiße „Kältemaus“ (H'a 2). Alle Aufnahmen sind mit der gleichen Vergrößerung gemacht.

extreme Umgebungstemperaturen verändert werden kann, abhängt, und daß bei der weißen Hausmaus die Epidermis dicker und die Behaarung lichter ist als bei der grauen, worauf die verschiedenen Höhen der Vorzugstemperaturen der beiden Formen beruhen.

Die  $F_1$ -Bastarde von grauen und weißen Hausmäusen hatten in früheren Versuchen die gleichen Vorzugstemperaturhöhen wie die weißen. Dies wurde an 25  $F_1$ -Bastarden jetzt wieder bestätigt, für die der gemeinsame Mittelwert der Vorzugstemperatur

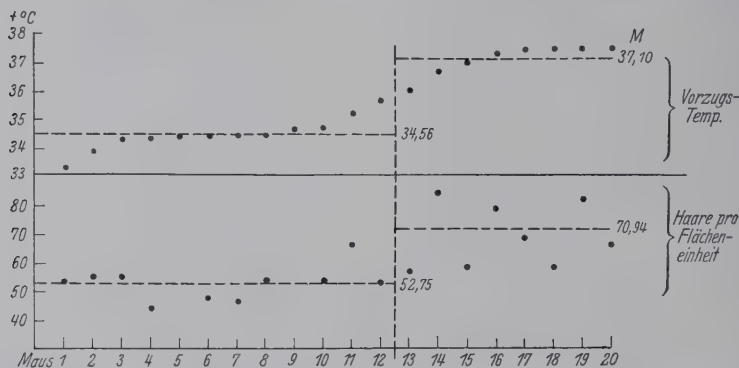


Abb. 6. Die Beziehungen zwischen Vorzugstemperaturhöhen (oben) und Haaranzahlen (unten) bei 20 Rückkreuzungsbastarden. Maus 1-12: relativ niedrige Vorzugstemperatur ( $M = +34,56^{\circ}\text{C}$ ) und geringe Haaranzahl ( $M = 52,75$ ). Maus 13-20: relativ hohe Vorzugstemperatur ( $M = +37,10^{\circ}\text{C}$ ) und große Haaranzahl ( $M = 70,94$ ).

$+34,52^{\circ}\text{C}$  war. Bei 15 von ihnen war die Haaranzahl pro Flächeneinheit im Mittel 51,66, lag also in der Größenordnung der der weißen (vgl. Abb. 4c). 150 Messungen an den 15 Mäusen ergaben eine mittlere Epidermisdicke von 3,47 Teilstrichen (Stratum germinativum 2,61; Stratum corneum 0,84 [vgl. Abb. 5b]). Die untersuchten Haut- und Haareigenschaften der weißen Hausmäuse werden demnach bei der Kreuzung mit grauen Hausmäusen dominant vererbt, worauf die entsprechende »Vererbung« der Vorzugstemperaturhöhen zurückzuführen ist.

Bei Rückkreuzung der  $F_1$ -Bastarde mit grauen Hausmäusen lassen sich die Jungen in zwei Gruppen teilen, von denen die eine Vorzugstemperaturen in Höhe der der weißen und relativ wenige Haare pro Flächeneinheit, die andere Vorzugstemperaturhöhen der grauen Mäuse und relativ viele Haare hat. Bei 20 untersuchten Mäusen war der Mittelwert für die Höhe der Vorzugstemperatur



für 12 Tiere + 34,56 und für die 8 anderen + 37,10° C. Die Haaranzahl pro Flächeneinheit war für die erste Gruppe 52,75, für die zweite 70,94 (Abb. 6). Die Zahlen ähneln den entsprechenden der reinrassigen weißen und grauen Hausmäuse und zeigen, daß die Aufspaltung der Vorzugstemperaturhöhen der Aufspaltung der Haardichten etwa parallel geht, und daß die Höhe der Vorzugstemperatur hauptsächlich durch die Haardichte bestimmt wird.

Auf die komplizierten Epidermisverhältnisse bei den Rückkreuzungsbastarden sowie auf einige andere interessante Fragen, die mit den Untersuchungen zusammenhängen, kann hier nicht eingegangen werden (siehe die ausführliche Arbeit).

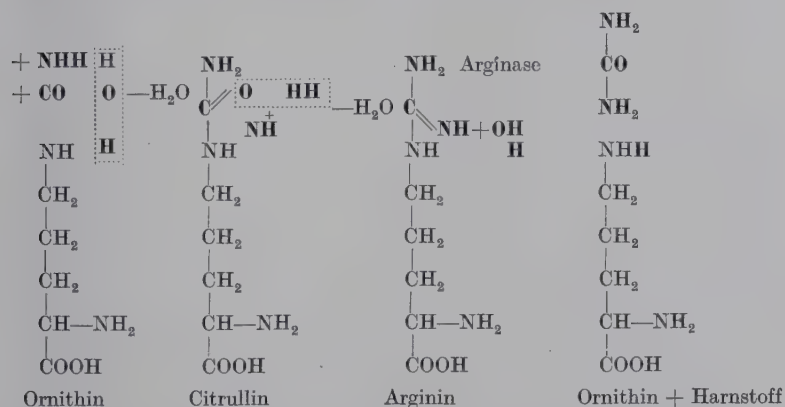
## 7. Herr Prof. C. HEIDERMANNS (Bonn):

### Über die Bildung des Harnstoffs bei Kaltblütern und seine Beziehungen zur Harnsäuresynthese.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn.)

(Mit 1 Abbildung.)

Durch die neueren Untersuchungen von KREBS und HENSELEIT (1932) wissen wir, daß die Harnstoffbildung an Leberschnitten über den Ornithin-Citrullin-Argininmechanismus verläuft. Dieser Vorgang erhellt aus nachstehender Formel:



Hierdurch wurde die bislang herrschende Auffassung ins Wanken gebracht, daß Harnstoff einfach durch Zusammentreten

von  $\text{CO}_2$  und  $\text{NH}_3$  unter intermediärer Bildung von carbaminsaurem Ammonium und Wasseraustritt entsteht.

Die Harnstoffbildung aus Arginin war zwar schon bekannt, neu aber, daß auch das aus der Desaminierung der anderen Aminosäuren entstehende Ammoniak den Weg über die oben genannten Stoffe nimmt. Gegen die KREBSSche Auffassung der Harnstoffbildung wird allerdings eingewandt, daß sie zwar an Leberschnitten, nicht aber im intakten Organismus nachweisbar sei, infolgedessen in diesem Falle auf anderem Wege die Harnstoffbildung erfolgen müsse. Es ist auch neuestens nachgewiesen, daß es noch weitere Stoffe gibt, wie Glutamin, Guanidinessigsäure u. a. welche Harnstoffbildner sind, aber der Umfang der Ornithinsynthese ist doch so groß und konnte durch unsere Untersuchungen noch so sehr gesteigert werden [siehe P. MÜNDEL (1938)], daß an seiner wesentlichen Beteiligung kein Zweifel bestehen kann. Es ergab sich bei diesen Untersuchungen, daß die Ausbeute an Harnstoff um so größer wird, je natürlicher die Bedingungen sind, unter denen die Leberschnitte gehalten werden. Der Umfang der Harnstoffbildung an Leberschnitten ist, wie P. MÜNDEL für den Frosch nachweisen konnte, so groß, daß er ausreicht, die Harnstoffmengen zu liefern, welche das Tier abscheidet. Das schließt natürlich nicht aus, daß unter besonderen Bedingungen und vielleicht auch in bestimmten Tierklassen, man möchte sagen eine andere Anlage der Harnstoffbildung in Gang gesetzt werden kann. Denn wir müssen uns wohl mehr als bisher von der Vorstellung frei machen, daß der Organismus für einen wichtigen Stoffwechselvorgang nur eine Möglichkeit besitzt.

Diese Untersuchungen über die Harnstoffbildung sind fast ausschließlich an Säugetieren ausgeführt worden, mit Ausnahme einer Arbeit von H. MANDERSCHIEDT (1933), in welcher bei einigen Poikilothermen die Gültigkeit des bei den Säugern gefundenen Weges geprüft und bestätigt wurde. In zweierlei Hinsicht schien mir aber eine genauere Untersuchung der Harnstoffbildung bei Poikilothermen wünschenswert:

1. Zur Prüfung der Frage, wie bei ihnen die Harnstoffbildung bei tieferen Temperaturen erfolgt, da MANDERSCHIEDT festgestellt hatte, daß beim Schnittversuch mit Säugerleber bereits bei  $14^\circ$  die Harnstoffbildung aufhört, bei einer Temperatur also, die für Poikilothermen normal ist. Liegt hier ein anderer Weg der Harnstoffbildung vor und ersetzt den bei höherer Temperatur verlaufenden Ornithinmechanismus, oder ist sonstwie

eine Adaptation an die Bildung bei tieferen Temperaturen eingetreten.

2. Um einen Beitrag zu einer neuerdings aufgetretenen Streitfrage zu erhalten, ob nämlich der Harnstoff Intermediärprodukt bei der Harnsäurebildung ist. Hierfür schien eine Untersuchung an Schildkröten geeignet, welche nach vorliegenden Literaturangaben in wechselndem Verhältnis sowohl Harnstoff wie Harnsäure zur Abscheidung bringen, bei denen also die Fähigkeit vorhanden sein muß, beide Stoffe zu bilden.

An diesen Untersuchungen arbeiteten P. MÜNZEL und E. PESCHEN mit<sup>1</sup>.

Um die Temperaturabhängigkeit der Harnstoffbildung kennenzulernen, wurden Temperaturkurven von der Maus (zum Vergleich), von *Rana*, *Bufo*, *Testudo* und *Emys* hergestellt. Ein direkter Vergleich der von verschiedenen Lebern bei verschiedenen Temperaturen gebildeten Harnstoffmenge ist wegen der außerordentlichen Variationsbreite nicht möglich. Da aber die von ein- und derselben Leber bei verschiedenen Temperaturen gebildete Menge in konstantem Verhältnis zueinander steht, lassen sich Temperaturkurven auf dem Umweg über eine Vergleichstemperatur (27°) mit einer Fehlergrenze von maximal 3,5% aufstellen nach der Formel:

$$Q_T = \frac{\text{bei } T_x^\circ \text{ gebildete Menge Harnstoff in mg pro } 100 G}{\text{bei } T_{27}^\circ \text{ gebildete Menge Harnstoff in mg pro } 100 G},$$

wobei  $G$  Trockengewicht Leber in mg bedeutet. Aus diesen relativen Werten erhält man die absoluten durch Multiplikation mit den Durchschnittswerten der bei  $T_{27}^\circ$  gebildeten Harnstoffmengen. (Näheres siehe bei P. MÜNZEL). Von der gasvolumetrischen Harnstoffbestimmung kamen wir bald ab, weil sich zeigte, daß namentlich bei höheren Temperaturen in der zur Vertreibung der  $\text{CO}_2$  notwendigen langen Schüttelzeit durch andere Prozesse ebenfalls  $\text{CO}_2$  gebildet wird und Harnstoff vortäuscht. Vakuumdestillation und elektrometrische Harnstoffbestimmung [C. HEIDERMANNS und P. MÜNZEL (1938)] erwiesen sich als zuverlässlich.

Der Vergleich der Temperaturkurven ergab folgendes: Die Harnstoffbildung in der Leber der Maus hört zwar nicht schon bei 14°, sondern erst bei 5° völlig auf, während das Maximum bei 37° liegt. Bei den Kaltblütern (*Rana*, *Bufo*, *Testudo*) beginnt etwa unterhalb 22° das Absinken sich stark zu verlangsamen. So wird beim Frosch bei 0° noch eine Harnstoffmenge gebildet, welche die Maus erst bei 10° zu bilden vermag, und bei 12° bilden gleiche Mengen Leber von *Rana* doppelt so viel Harnstoff als wie von der Maus. Bei höheren Temperaturen dagegen ist die absolute Menge gebildeten Harnstoffs bei der Maus höher als beim (kalt adaptierten) Kaltblüter. (Näheres siehe P. MÜNZEL.)

<sup>1</sup> MÜNZEL, P., Untersuchungen über die Harnstoffbildung bei Wirbeltieren. Erscheint in: Zool. Jb., Physiol. PESCHEN, E., Untersuchungen über den Stoffwechsel und das Vorkommen von Guanin im Tierreich. Noch nicht veröffentlicht.

Diese Erscheinung der relativ und absolut erhöhten Harnstoffbildung der Kaltblüter bei niedrigen Temperaturen ist in ökologischer Hinsicht sehr bemerkenswert. Da sowohl in den Leberansätzen des Warm- wie des Kaltblüters alle Stoffe vorhanden sind, welche zur Harnstoffsynthese gebraucht werden, wie  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{O}_2$ , Ornithin und Fermentsystem, so müssen also in der Kaltblüterleber besondere Bedingungen bestehen, welche das Zustandekommen des Reaktionsmechanismus bei tieferen Temperaturen als beim Warmblüter ermöglichen. Ich möchte dies als eine Adaptationserscheinung von Stoffwechselvorgängen auffassen, die den Poikilothermen eigentümlich ist, den Homoiothermen aber fehlt. (Unter der Voraussetzung, daß sich auch auf anderen Gebieten diese Erscheinung bestätigt.)

Eine Veränderlichkeit in dem Ausmaß der Reaktionsfähigkeit ergab sich aber auch in anderer Hinsicht, die aber doch wohl mit dem vorhin gesagten in Zusammenhang zu stehen scheint. Wir konnten vielfach beobachten, daß Lebern von Tieren, welche frisch gefangen worden waren, gegenüber länger gefangen gehaltenen Tieren eine stark erhöhte Harnstoffbildung zeigten, trotzdem die Zusätze völlig gleich gehalten worden waren. Die genauere Untersuchung ergab ein regelmäßiges Absinken während der ersten 5 Tage der Gefangenhaltung, worauf eine Einstellung auf einen neuen tiefer gelegenen Wert erfolgte. Man ist geneigt, an einen Mangel an Fermenten zu denken, deren Neubildung unter den Bedingungen des Gefangenhaltens vermindert ist. Aber diese Erscheinung der Veränderung der Reaktionsfähigkeit zeigt sich auch auf ganz anderen Gebieten. Bekannt ist z. B. die auffällige Abnahme der Muskelleistung beim Frosch schon nach ganz kurzer Gefangenhaltung. Ebendahin weisen auch die neuen Untersuchungen von DEUTKE an Muskelpreßsäften. Die physikochemische Beschaffenheit der in ihnen enthaltenen Eiweiße ändert sich in gleicher Weise fortschreitend mit jedem Tage der Gefangenschaft gegenüber den Eigenschaften aus Eiweißen der Preßsäfte von Frischtieren, die zum Vergleich dienten. Ob es nun der Einfluß der Bestrahlung ist, der sich hierin auswirkt — denkbar wäre es durchaus — oder was sonst, es zeigen diese Vorgänge, wie labil auch der vegetative Stoffwechsel ist und daß er wohl auch von Faktoren beeinflusst wird, welche in keinem direkten Verhältnis zu einem bestimmten Vorgange stehen.

Wenn der Stoffwechsel der Poikilothermen wirklich so labil ist, müßte es möglich sein, in bezug auf die Harnstoffbildung ex-



perimentell die Reaktionsgrenzen zu verschieben. Dies ließ sich in der Tat erreichen. Es wurden Winterfrösche 6 Tage lang an eine Temperatur von 26° adaptiert (das ist die höchste Temperatur, welche diese Frösche vertragen) und mit ihrer Leber die Harnstoffbildung bei 17° und bei 27° untersucht und verglichen mit derjenigen von Fröschen, welche an 15° adaptiert waren. Das Resultat zeigt nachstehende Tabelle nach P. MÜNZEL.

Nr.	Frösche an etwa 15° adaptiert			Frösche an 26° adaptiert	
	Temp.	mg Harnst. 100 G	$Q_T$	mg Harnst. 100 G	$Q_T$
1a	17°	0,309	0,57	0,201	0,30
1b	27°	0,543		0,671	
2a	17°	0,224	0,46	0,365	0,20
2b	27°	0,480		1,840	
3a	17°	0,348	0,42	0,190	0,27
3b	27°	0,830		0,705	
4a	17°	0,275	0,43	0,209	0,30
4b	27°	0,636		0,699	
Durchschnitt	17°	0,288	0,46	0,241	0,27
	27°	0,622		0,979	

Absoluter Durchschnittswert für die Maus ist 0,950 mg 100 G 27° [11]. Die  $Q_{T,1}$ -Werte der Kaltfrösche steigen gegenüber den Warmfröschen von 0,26 auf 0,46 an. Die an tiefe Temperaturen adaptierten Frösche bilden bei 17°, also bei der tieferen Temperatur, mit 0,288 mg/100 G sogar noch etwas mehr Harnstoff als die an 26° adaptierten mit 0,241 mg/100 G, vor allem aber erstere bei 27° mit 0,622 mg viel weniger als letztere mit 0,950 mg. Das heißt ferner, daß an 26° adaptierte Frösche bei 27° soviel Harnstoff bilden wie die Mausleber bei 27°. Demnach scheint es so, daß der Stoffwechsel des an hohe Temperaturen adaptierten Kaltblüters sich dem des Warmblüters nähert. Dasselbe wurde bei *Bufo* gefunden. Hinzu kommt, daß überhaupt die Temperaturkurve der warm adaptierten Kaltblüter sich derjenigen der Warmblüter angleicht.

Es wäre außerordentlich interessant, festzustellen, ob nun auch umgekehrt die Harnstoffbildung des Warmblüters bei Adaptation an tiefe Temperaturen eine entsprechende Verlagerung wie bei den Poikilothermen zeigt. Bei Winterschläfern würde diese Frage zu untersuchen sein.

Diese bei Amphibien vorgenommenen Untersuchungen wurden nun auch auf Sauropsiden ausgedehnt und zeitigten hier besonders bemerkenswerte Ergebnisse.

Es finden sich in der Literatur einander sehr widersprechende Angaben über die Abscheidung von Harnstoff und Harnsäure bei Schildkröten, während feststeht, wie auch Nachprüfungen bestätigten, daß bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln ausschließlich Harnsäure zur Abscheidung gelangt. Zur Klarstellung wurde der Harn einer Landschildkröte, *Testudo*, und einer Wasserschildkröte, *Emys*, untersucht. Das Resultat war folgendes: der wasserklare, schwach gelbliche Harn von *Emys* enthält neben sehr viel Harnstoff ( $2,74 \text{ mg/cm}^3$ ) wenig Harnsäure ( $0,22 \text{ mg/cm}^3$ ) und Ammoniak ( $0,25 \text{ mg/cm}^3$ ). Der meist trübe Harn von *Testudo* enthält im Filtrat etwa  $7,0 \text{ mg/cm}^3$  Harnstoff neben Spuren von Harnsäure. Der Filtrerrückstand besteht dagegen fast ganz aus Harnsäure (Nachweis nach Fällung als Ag-lactat). Bei *Testudo* findet eine starke Rückresorption von Wasser statt, wobei die Harnsäure ausfällt und die hohe Harnstoffkonzentration entsteht. Trotzdem kann man auch von *Testudo* manchmal klaren Harn gewinnen, der harnstoffreich und harnsäurearm ist, weil die Harnsäure von Zeit zu Zeit in festem Zustande entleert wird. Je nachdem nun die Untersucher den Inhalt der Harnblase oder den entleerten und aufgefangenen Harn untersuchten, hatten sie ein ganz verschiedenes Ergebnis.

Demgegenüber steht jetzt fest: Alle Reptilien und Vögel sind uricotelisch, d. h. das durch Desamierung entstandene Ammoniak wird vor der Abscheidung in Harnsäure überführt. Eine Ausnahme bilden aber die Wasserschildkröten, welche ureotelisch sind. Harnstoff dagegen wird neben der Harnsäure auch von Landschildkröten (*Testudo*) in solchen Mengen abgeschieden, daß man bei ihnen nicht mehr von einem reinen Harnsäure- oder Harnstoffstoffwechsel sprechen kann.

Ein solches Verhalten ist außerordentlich bemerkenswert und ist sonst im ganzen Tierreich unbekannt. Alle bislang daraufhin untersuchten Tiere sind entweder ammoniotelisch, ureotelisch oder uricotelisch (guanotelisch), d. h. es gibt bei ihnen für das aus dem Eiweißstoffwechsel stammende Ammoniak nur einen einzigen Weg der Weiterverarbeitung für die Abscheidung, durch den das Ammoniak fast vollständig in eines der entsprechenden Endprodukte des Exkretstoffwechsels übergeführt wird. Bei *Testudo* läßt sich aber aus den Mengenverhältnissen von Harnstoff und Harnsäure erschließen, daß dies Prinzip durchbrochen sein muß.

Nachdem so sicher nachgewiesen war, daß Harnstoff sowohl bei Wasser- wie bei Landschildkröten in nennenswertem Umfange

zur Abscheidung gelangt, gingen wir der Frage nach, ob auch bei ihnen die Harnstoffbildung die gleiche Temperaturabhängigkeit zeigt wie sie bei den Amphibien nachgewiesen worden war. Dies bestätigte sich in vollem Umfange. Die Leber von *Emys* bildet fast ebensoviel Harnstoff wie die Leber der Maus und von Sommer-(Warm-)fröschen (*R. esculenta*); die Leber von *Testudo* steht nur unwesentlich dahinter zurück.

Da bei *Testudo* aber wesentliche Mengen Harnsäure abgeschieden werden, muß ihre Leber auch zur Harnsäuresynthese befähigt sein. Wir kennen bisher nur einen Fall, daß neben Harnsäure Harnstoff in einer Leber gebildet wird, nämlich bei *Helix*, wo der Harnstoff allerdings nicht abgeschieden, sondern zur Harnsäuresynthese verwandt wird.

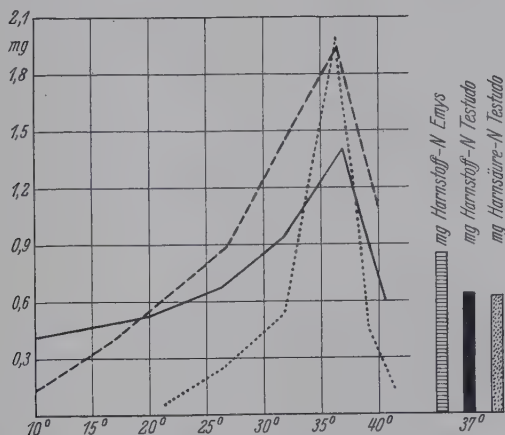


Abb. 1. Temperaturkurven der Harnstoff- und Harnsäurebildung bei den Schildkröten.

— Harnstoffkurve von *Testudo*  
 ..... Harnsäurekurve von *Testudo*  
 - - - - - Harnstoffkurve von *Emys*.

In gleicher Weise wie für die Harnstoffbildung wurden nun auch hinsichtlich der Harnsäurebildung mit den Leberschnitten von *Emys* und *Testudo* Temperaturkurven aufgestellt. Die entstandene Harnsäure wurde nach Enteiweißung der Flüssigkeit durch Ag-lactat gefällt und nach Wiederauflösen kolorimetrisch bestimmt. Bei den Leberschnitten von *Emys* ist nur eine ganz geringe Harnsäurebildung nachweisbar. Die Leber von *Testudo* dagegen ist befähigt, oberhalb 22°, steigend bis 37° beträchtliche Mengen Harnsäure synthetisch aus zugesetztem Ammonchlorid aufzubauen. Am N-Gehalt gemessen, wird bei 37° je 50% des Ammoniaks zu Harnstoff und 50% zu Harnsäure synthetisiert

(Abb. 1). Erstaunlich ist die starke Temperaturabhängigkeit dieser Synthese. Wenn es statthaft ist, aus diesen Versuchen an überlebendem Gewebe Rückschlüsse auf das Verhalten des intakten Organismus zu ziehen, so liegt es nahe, dieses Verhalten ökologisch zu deuten. Es würde bedeuten, daß bei sparsamen Wasserstoffwechsel bei hoher Temperatur und damit bei Steigerung des Stoffwechsels über ein gewisses Maß bei *Testudo* (Landschildkröte) die Harnsäurebildung sich der Harnstoffbildung überlagert.

Ein solches Verhalten spricht dafür, daß die Entstehung der Harnsäuresynthese ökologisch bedingt sein könnte. Allein es ist hierbei zu beachten, daß in diesem Falle zwar passend deutbare ökologische Beziehungen vorhanden sind, in anderen Fällen sie aber nicht aufzustellen sind. Bei den Feuchtigkeit liebenden Schlangen, z. B. den Ringelnattern, fand ich keine Spur der Harnstoffbildung und -Abscheidung, auch nicht, wenn sie sehr feucht gehalten wurden. Wichtig wäre in dieser Hinsicht eine Untersuchung der Wasserschlangen. Es scheint auch im intermediären Stoffwechsel die Anlage zu einer Reaktion die Voraussetzung für das Wirksamwerden ökologischer Beeinflussung zu sein.

Das Auftreten und die Bildung von Harnstoff und Harnsäure im selben Organismus gestattet, diese Versuche auch in Hinsicht darauf auszuwerten, ob der Harnstoff ein Intermediärprodukt bei der Harnsäuresynthese ist. Wie ich im Anfange meiner Ausführungen erwähnte, geht auf SCHULER und REINDEL (1933) die experimentell gestützte Auffassung zurück, daß der Weg der Harnsäuresynthese bei den Sauropsiden, nicht, wie man früher annahm, und auch heute noch für Schnecken annehmen muß, über Harnstoff, sondern über eine noch unbekannte Zwischenstufe geht. Nach ihren neuesten Untersuchungen vermuten sie, daß dieses Zwischenprodukt ein anderes Purin, vielleicht Guanin sei. Nach noch unveröffentlichten Untersuchungen fand E. PESCHEN, daß Guanin tatsächlich oft mit Harnsäure vergesellschaftet ist. Durch ein neues Verfahren gelang es uns, aus Gemischen, die neben viel Harnsäure wenig Guanin enthalten, letzteres zur Darstellung zu bringen. So findet sich z. B. in den Konkrementen der *Helix*-Niere neben 80% Harnsäure 20% Guanin. Es gelang auch, Stoffe zu finden, die zur Guaninsynthese führen, wie Ammonlaktat und Parabansäure, aber eine direkte Beziehung zur Harnsäuresynthese ließ sich nicht nachweisen. Und im einzigen Falle, in dem nachzuweisen war, daß das desamierte Ammoniak vollständig zu Guanin synthetisiert wird, wie bei den Spinnen, tritt keine Harnsäure auf.



Es ergab sich aber bei den Versuchen von P. MÜNDEL auch, daß Zusatz von Malonsäure bei *Testudo* keinerlei Einfluß auf die Harnsäurebildung hat, wie wir dies nach den Versuchen vor allem von NEEDHAM und BALDWIN (1934) für *Helix* annehmen müssen.

Aber in anderer Hinsicht ließ sich doch zu den Untersuchungen von SCHULER und REINDEL Stellung nehmen. Gegen ihre Auffassung von der Harnsäurebildung war vor allem von EDELBACHER (1936/37) eingewandt worden, daß die Unfähigkeit der Leber auf zugesetzten Harnstoff hin eine erhöhte Menge Harnsäure zu liefern, deswegen kein Beweis gegen die Beteiligung des Harnstoffs sei, weil dieser (in der Vogelleber) nicht in statu nascendi geboten werden könne. Da in der Leber von *Testudo* aber Harnstoff gebildet wird, muß er also auch der gleichzeitig verlaufenden Harnsäuresynthese in statu nascendi zur Verfügung stehen. Tatsächlich tritt ja auch eine Harnsäuresynthese auf, aber sie müßte von da ab, wo sie auftritt (ab 22°) Harnstoff wegnehmen, wie ein solches Verhalten für die Schnecken anzunehmen ist. Das ist aber nicht der Fall. Die Harnstofftemperaturkurve zeigt genau denselben Verlauf wie bei den anderen ureotelischen Kalt- und Warmblütern. Zwar ist bei optimalen Temperaturbedingungen von 37° der gebildete Harnstoff-N bei *Testudo* etwas geringer als bei *Emys*, aber dies ist durch den Wettbewerb erklärlich, den die beiden gleichzeitig verlaufenden Synthesen um den Stickstoff vollführen. Eine Beteiligung des Harnstoffs an der Harnsäuresynthese müßte mit dem Eintreten derselben mit einem entsprechenden Absinken freien Harnstoffs verbunden sein.

Es sprechen also diese Versuche dafür, daß, entgegen der Annahme von EDELBACHER auch in statu nascendi gebotener Harnstoff nicht zur Harnsäuresynthese verwandt wird, daß beide Exkretionssynthesen also offenbar unabhängig nebeneinander herlaufen. So muß also auch weiterhin die Frage nach dem Weg der Harnsäuresynthese offen bleiben.

#### Literaturverzeichnis.

1. EDELBACHER, S. u. ZELLER, A., Hoppe-Seylers Z. physiol. Ch. **242** (1936) 253. — 2. Dies., Ebenda **245** (1937) 65. — 3. HEIDERMANNS, C., Naturwiss. **26** (1938) 263 u. 280. — 4. HEIDERMANNS, C. u. MÜNDEL, P., Z. vergl. Physiol. **25** (1938) 584. — 5. KREBS, H. u. HENSELEIT, K., Hoppe-Seylers Z. physiol. Ch. **210** (1932) 33. — 6. MANDERSCHIEDT, H., Biochem. Z. **263** (1933) 245. — 7. MÜNDEL, P., Erscheint in: Zool. Jb. Physiol. **1938/39**. — 8. NEEDHAM, J. u. BALDWIN, B., Biochem. J. **28** (1934). — 9. SCHULER, W. u. REINDEL, W., Hoppe-Seylers Z. physiol. Ch. **221** (1933) 209; **248** (1937) 63.

8. Herr Dr. M. GERSCH (Leipzig):

## Untersuchungen über die Fortpflanzung der Dicyemiden.

(Mit 3 Abbildungen.)

Die Dicyemiden sollen gemeinsam mit den Orthonectiden nach der einen Auffassung Mesozoen darstellen und damit eine vermittelnde Stellung zwischen Protozoen und Metazoen einnehmen, nach der anderen Auffassung soll es sich hier um mehr oder minder einfache, infolge ihrer parasitischen Lebensweise rückgebildete Metazoen handeln.

Diese gegensätzlichen Meinungen über die Einordnung der Dicyemiden kommen daher, daß ihre Fortpflanzungsweise und ihr Entwicklungsgang trotz mehrfacher Untersuchungen sehr verschieden beurteilt werden. Voraussetzung für die Klärung der Frage, welcher Tiergruppe die Dicyemiden am nächsten stehen, ist demnach die Klärung ihrer Fortpflanzungsverhältnisse.

Die Dicyemiden leben bekanntlich als Parasiten in den Venenanhängen sehr vieler Tintenfische, z. B. in *Octopus*-Arten, verschiedenen *Eledone*-, *Sepiola*- und *Sepia*-Arten u. a. Auffälligerweise sind mehr pelagisch lebende Tintenfische, wie z. B. *Illex*, *Loligo* u. a. selten infiziert.

Die in den Venenanhängen anzutreffenden wurmförmigen Organismen — wie man dieses Stadium am besten bezeichnen kann — besitzen eine aus 8 oder 9 Zellen bestehende Kopfkappe, daran schließen sich eine Anzahl Rumpfzellen. Kopf- und Rumpfzellen umschließen eine einzige, langgestreckte Zelle, die sog. Axialzelle. In der Axialzelle dieser wurmförmigen Organismen finden alle die Vermehrungsvorgänge statt, die für die Beurteilung des gesamten Entwicklungszyklus von Bedeutung sind.

Dabei sollen hier zunächst die Ergebnisse meiner Untersuchungen besprochen und diese dann zum Schluß den bisherigen Auffassungen gegenübergestellt werden, da so die neue und, wie mir scheint, begründetere Anschauung am deutlichsten hervortritt.

Der Entwicklungsgang der Dicyemiden verläuft in den Venenanhängen der Tintenfische in zwei großen Perioden: der Vermehrungsphase und der Ausbreitungsphase.

1. Die Entwicklung beginnt mit der Vermehrungsphase. Die ersten Dicyemiden treten viele Tage bis Wochen nach dem

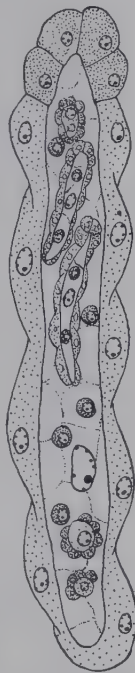
Schlüpfen der jungen Tintenfische in den Venenanhängen auf. Es gelang mir mehrfach, ganz wenige, typisch wurmförmige Organismen noch vor dem Einsetzen einer stärkeren Vermehrung in den jungen Tintenfischen nachzuweisen. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich dabei um die Formen, die die Infektion bewirken, obgleich noch nicht gesagt werden kann, wie die Infektion zustande kommt, und damit auch nicht, woher die die Infektion bewirkenden Formen stammen.

In der Axialzelle dieser zunächst nur vereinzelt anzutreffenden wurmförmigen Organismen liegen bereits außer dem Axialzellkern stets einige Fortpflanzungszellen, aus denen auf ungeschlechtliche Weise innerhalb der Axialzelle die neue wurmförmige Brut entsteht; ich bezeichne diese vegetativen Elemente als Axoblasten.

Die Vermehrungsphase beginnt damit, daß sich die Axoblasten in der Axialzelle der jungen wurmförmigen Organismen mitotisch teilen, so sich also zunächst vervielfachen.

Dann setzt auch bald bei einigen Axoblasten die Furchung ein, und zwar ohne daß vorher geschlechtliche Vorgänge auftreten. Die neue Brut entsteht also ungeschlechtlich. Das Ergebnis der ersten Furchungsteilung der Axoblasten ist ein inäquales Zweizellenstadium, das den Beginn der Embryonalentwicklung wurmförmiger Tochtertiere dar-

Abb. 1. Wurförmiges Tier in der Vermehrungsphase. In der Axialzelle liegen Axoblasten, Embryonalstadien und schlüpfreife wurmförmige Tiere.



stellt. Durch die folgenden Teilungsschritte der kleineren Zelle des Zweizellenstadiums und ihrer Abkömmlinge wird die größere regelrecht umwachsen, denn diese verharrt in Teilungsrue. Es entsteht so ein Furchungszellhaufen, der aus einer Anzahl von Außenzellen besteht, die eine große zentrale Zelle, die spätere Axialzelle, einschließen. Erst auf dem 15-bis 17-Zellenstadium teilt sich nun auch noch einmal der Kern der großen zentralen Zelle, wobei das Besondere ist, daß die aus einer inäqualen Teilung hervorgegangene Zelle wiederum zwei inäquale Elemente liefert: der größere Kern ist der Axialzellkern des neuen Embryos, der kleinere stellt den ersten Axoblasten dar. Alle weiteren, neu entstehenden Axoblasten lassen sich mittelbar oder unmittelbar von diesem ersten ableiten, während sich der Kern der Axialzelle nie mehr mitotisch teilt.

Nach der Zweiteilung in den eigentlichen Axialzellkern und den ersten Axoblasten beginnt auch die Differenzierung. Es ordnen sich bestimmte Zellgruppen zu der Kopfkappe, dann beginnen sich die Axialzelle und die Rumpfzellen in die Länge zu strecken. Nachdem die Außenzellen noch Cilien ausgebildet haben, ist ein schlüpfreifes Tier entstanden. Meistens findet man auf diesen Stadien in der Axialzelle des Embryos zunächst nur 2 Axoblasten.

Die jungen wurmförmigen Tiere schlüpfen dann aus der Axialzelle des Muttertieres, in dem sie sich an einer Stelle zwischen den langgestreckten Außenzellen hindurchzwängen und damit in die Urinflüssigkeit der Venenanhänge gelangen. Sie schwimmen dort herum oder drängen sich zwischen einzelne Lappen des reich gefalteten Gewebes.

Es beginnen nun gleichzeitig in der Axialzelle dieser jungen Tiere die Vermehrung der Axoblasten und die Furchung. So entstehen in kurzer Zeit durch ungeschlechtliche Fortpflanzung neue Generationen. Während noch die Elterntiere Embryonen ausbilden, schlüpfen bereits aus den Tochtertieren die nächsten Generationen. Infolge dieser raschen Vermehrung hat der Parasit in kürzester Zeit alle Teile der Venenanhänge überschwemmt. Das ist offensichtlich auch der Sinn der ersten im Tintenfisch ablaufenden Phase, die deshalb am besten als Vermehrungsphase bezeichnet wird.

2. Die Ausbreitungsphase. Nachdem die Entwicklung und Vermehrung der Dicyemiden eine Zeitlang in dieser Weise verlaufen sind, tritt eine Änderung ein. Dies ist dadurch in der Axialzelle der wurmförmigen Organismen gekennzeichnet, daß keine solchen Embryonen mehr entstehen, sondern es wird jetzt eine neue, andersartige Brut gebildet, die eine neue Phase kennzeichnet: die Ausbreitungsphase.

Die Umwandlung von der Vermehrungsphase zur Ausbreitungsphase durchlaufen alle wurmförmigen Organismen etwa gleichzeitig, gleichgültig, ob ältere oder jüngere. Das Charakteristische dieser Umwandlung ist, daß vereinzelte embryonale Furchungsstadien, die aus einer Anzahl Außenzellen und einer größeren zentralen Zelle mit den meist schon vorhandenen ersten Axoblasten, sich nicht weiter differenzieren, d. h. also in die Länge strecken, sondern, daß sich die Außenzellen des Furchungshaufens voneinander zu lösen beginnen und beträchtlich heranwachsen. Damit entsteht eine neue Art von Fortpflanzungszellen, aus denen eine ganz neue Brut hervorgeht. Ich bezeichne diese Fortpflanzungs-



zellen als Pseudo-Eizellen. Vor allem durch ihren Wachstumsprozeß unterscheiden sie sich von den Axoblasten; andererseits lassen sich jedoch keine hinreichenden Merkmale erbringen, daß es sich hier um Eizellen handeln könnte.

Die ersten Pseudo-Eizellen entstehen demnach aus Außenzellen eines in der Entwicklung stehengebliebenen Embryonalstadiums wurmförmiger Tiere. Alle folgenden Generationen von Pseudo-Eizellen leiten sich von Elementen ab, die in der Axialzelle des Furchungsstadiums liegen. Sie wachsen zu der normalen Größe der Pseudo-Eizellen heran, verlassen dabei die Axialzelle des Furchungsstadiums und gelangen so in die Axialzelle des Muttertieres.

Durch diese Umwandlung ist aus dem ehemaligen Furchungsstadium in kurzer Zeit ein Gebilde entstanden, das kaum noch seine Entstehung erkennen läßt, und daß nur noch der Erzeugung weiterer Generationen von Pseudo-Eizellen dient: das ist der Bildungsherd.

Die ausgewachsenen Pseudo-Eizellen liegen unregelmäßig verstreut um den Bildungsherd herum. Nach dem Wachstum setzen die Furchungsteilungen ein, und zwar, ohne daß vorher irgendwelche geschlechtliche Vorgänge auftreten. Auch die Fortpflanzung während der Ausbreitungsphase erfolgt demnach auf ungeschlechtliche Weise.

Das Ergebnis der Furchung und Differenzierung, dessen ein-

zelne Schritte hier nicht weiter geschildert werden sollen, ist ein kleines birnförmiges Stadium, in dessen Vorderende zwei große, helle Blasen auffallen und das am Hinterende mit langen Cilien ausgestattet ist. Es ähnelt also in keiner Weise den Embryonalstadien wurmförmiger Organismen.

Auch diese neue Brut wandert aus der Axialzelle des Muttertieres aus und gelangt in die Venenanhangsflüssigkeit des Wirtes. Hier halten sich diese neuen Stadien, die sich im Gegensatz zu den wurmförmigen Organismen durch eine größere Beweglichkeit auszeichnen, nicht auf, sondern gelangen durch die Venenausführgänge in die Mantelhöhle des Tintenfisches und schließlich in das



Abb. 2. Wurförmiges Tier in der Ausbreitungsphase. In der Axialzelle befinden sich ein Bildungsherd mit Pseudo-Eizellen verschiedenen Wachstumsgrades, Embryonalstadien und schlüpfreife Schwärmlarven.

freie Meerwasser. Diese Stadien werden von mir deshalb als Schwärmlarven bezeichnet. In zahlreichen Versuchen ist es mir gelungen, die Schwärmlarven mehrfach und auch in größeren Mengen im freien Meerwasser aufzufinden.

Mit dieser neuen Erkenntnis, daß die hier geschilderten Stadien als Schwärmlarven den Tintenfisch verlassen und auswandern, müssen wir unsere bisherige Auffassung über den Entwicklungsverlauf der Dicyemiden grundsätzlich ändern. Denn dieser Befund bedeutet, daß der Entwicklungszyklus der Dicyemiden nicht nur im Tintenfisch abläuft, daß vielmehr eine ergänzende und abschließende Phase an anderer Stelle vonstatten gehen muß. Im Gegensatz zur ersten Periode, die sich in den Venenanhängen des Tintenfisches abspielt, der Vermehrungsphase, ist die Ausbreitungsphase dadurch gekennzeichnet, daß die Schwärmlarven gebildet werden, die offensichtlich für die weitere Ausbreitung der Dicyemiden Sorge tragen.

Über das weitere Schicksal der Schwärmlarven ließen sich trotz einer größeren Zahl diesbezüglicher Versuche noch keine klaren Hinweise erbringen. Verschiedene Anzeichen, auf die im einzelnen hier nicht eingegangen werden kann, deuten darauf hin, daß die Schwärmlarven einen ganz neuen Wirt aufsuchen. Vielleicht gelingt es später auf Grund weiterer systematischer Untersuchungen, oder vielleicht nur durch einen zufälligen Befund, die weitere Entwicklung der Schwärmlarven zu verfolgen und damit den Kreis vollständig zu schließen.

Nachdem längere Zeit Schwärmlarven in der Axialzelle der wurmförmigen Organismen entstanden sind, beginnen sich allmählich Anzeichen des Zerfalls bemerkbar zu machen. So treten vor allem Anomalien bei den Mitosen der Pseudo-Eizellen auf, weiterhin Verklumpung des Chromatins, typische Karyolyse, allmähliches Schwinden der Färbbarkeit des Plasmas der Pseudo-Eizellen, schließlich Kernteilungen, ohne daß eine Zerschnürung des Plasmas folgt. Es kommt so bald überhaupt nicht mehr zu einer regelmäßigen Ausbildung neuer Pseudo-Eizellen.

Wenn allmählich die Bildungsherde zu degenerieren beginnen, so erhebt sich die Frage, was wird aus den wurmförmigen Organismen, in deren Axialzelle ja die Bildungsherde liegen. Im Gegensatz zu der bisher vertretenen Anschauung, daß die wurmförmigen Organismen nach Ablauf der Ausbreitungsphase wieder in die erste Periode, die Vermehrungsphase, eintreten sollen, zeigte

sich aber, daß die Wurmformigen in einzelne, völlig unregelmäßige Stücke zerbrechen, bei denen Reste der Axialzelle von wenigen Außenzellen umschlossen sein können. Es lassen sich für diesen Zerfall morphologisch alle Übergänge feststellen.

Diese Befunde sind insofern überraschend, als VAN BENEDEN (1882) zwei den Zerfallsstadien vollständig gleichende Gebilde aus *Octopus vulgaris* und *Sepia officinalis* beschrieben hat, die als *Conocyema polymorpha* und *Microcyema vespa* bezeichnet und als eine besondere Familie, »Heterocyemiden«, den Dicyemiden angeschlossen wurden. In Wirklichkeit handelt es sich aber bei den vermeintlichen »Heterocyemiden« um Zerfallsstadien der Dicyemiden.

Es mußte nach dieser Auffassung erwartet werden, daß auch in allen anderen Tintenfischen, in denen Dicyemiden vorkommen, gelegentlich diese Zerfallsstadien auftreten. Ich untersuchte deshalb die Dicyemiden aus *Eledone moschata*, und zwar von vornherein Tiere der Größenklasse, in der nach den Befunden bei *Octopus vulgaris* am ehesten die Zerfallsstadien zu vermuten waren.

Diese Bemühungen waren

von Erfolg: auch bei den Dicyemiden aus *Eledone* treten solche Zerfallsstadien auf, die vollständig denen aus *Sepia officinalis* und *Octopus vulgaris* gleichen und somit auch die Kennzeichen besitzen, die VAN BENEDEN für die vermeintlichen »Heterocyemiden« angegeben hat.

Die Deutung der Heterocyemiden als Degenerationsstadien der Dicyemiden muß nicht nur deshalb besonders hervorgehoben werden, weil dadurch diese bisher so fragwürdigen Gebilde in folgerichtiger Weise eingeordnet werden können, sondern auch, weil gleichzeitig dadurch die Abschlußphase des im Tintenfisch



Abb. 3. Der Entwicklungszyklus der Dicyemiden in den Venenanhängen der Tintenfische. Vermehrungsphase: Entstehung neuer wurmförmiger Brut. — Ausbreitungsphase: Entstehung der Schwärmlarven.

Die Schwärmlarven verlassen den Wirt und wandern in das Meerwasser aus. — Die wurmförmigen Organismen zerfallen am Ende der Ausbreitungsphase; es entstehen die Zerfallsstadien.

ablaufenden Entwicklungszyklus der Dicyemiden aufgedeckt werden konnte.

Der hier geschilderte Entwicklungsverlauf weicht in wesentlichen Punkten von der bisherigen Anschauung über die Entwicklung der Dicyemiden ab, wie er auch in allen Lehr- und Handbüchern nach früheren Untersuchungen dargestellt ist. Im Gegensatz zu der bisher vertretenen Auffassung zeigte sich, daß die Entwicklung der Dicyemiden in den Venenanhängen der Tintenfische nur einen Teil des ganzen, noch nicht geschlossenen Entwicklungszyklus ausmacht. Es erfolgt also eine Phase an anderer Stelle.

Bemerkenswert ist bei der Vermehrung innerhalb der Venenanhänge der Tintenfische der synchrone Ablauf der beiden Phasen. Sowohl die Umstimmung von der Vermehrungsphase in die Ausbreitungsphase als auch das Ende der Ausbreitungsphase und damit das Ende der Dicyemidenentwicklung, die von einer Infektion ausgegangen ist, erfolgen bei allen wurmförmigen Tieren in gleicher Weise und zu gleicher Zeit. Somit ließen sich auch die am Abschluß einer Entwicklungsphase auftretenden Zerfallsstadien der Dicyemiden zwanglos einordnen, die bisher als Heterocyemiden eine völlig unsichere Stellung einnahmen.

Meine Untersuchungen haben weiterhin gezeigt, daß im Gegensatz zu der bisher vertretenen Auffassung keine Geschlechtsformen bei den Dicyemiden innerhalb des bisher bekannten Teiles der Entwicklung auftreten. Vielmehr werden Schwärmlarven gebildet, die den Tintenfisch verlassen und auswandern. Die einzelnen Begründungen für diese andersartige Auffassung lassen sich in dieser gedrängten Übersicht nicht besprechen. Es sei dafür, wie auch für zahlreiche andere, die neue Auffassung stützende, hier nicht erörterte Einzelheiten auf die an anderer Stelle erscheinende umfassende Darstellung verwiesen. Jedenfalls erfolgt die Fortpflanzung der Dicyemiden in den Venenanhängen der Tintenfische auf ungeschlechtlichem Wege.

Abgesehen von der Darstellung des Entwicklungszyklus beansprucht die Fortpflanzungsweise der Dicyemiden in den Venenanhängen der Tintenfische noch in ganz anderer Beziehung ein besonderes Interesse: die Dicyemiden stellen einen wohl einmalig mit Sicherheit nachgewiesenen Sonderfall ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei Metazoen dar. Ungeschlechtliche Fortpflanzung erfolgt sonst in der typischen Weise durch Knospung oder Teilung. Stets ist es eine größere Anzahl von Zellen, die ihren embryonalen



Charakter behalten hat und den Anlaß zu dieser Fortpflanzung gibt, wie das z. B. auch für die Archaeocyten, die interstitiellen Zellen und die Neoblasten gilt.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Dicyemiden geht im Gegensatz dazu von einer einzigen, ziemlich früh in der Embryonalentwicklung angelegten Zelle aus. Diese Zelle ist der erste Axoblast. Deshalb ist dieser Fall erwähnenswert, weil damit das allgemein eingeführte Begriffsschema über die Fortpflanzung der Organismen, das eine Zellfortpflanzung oder Cytogonie und eine vegetative Fortpflanzung unterscheidet, durchbrochen wird: Die Fortpflanzung der Dicyemiden ist eine ungeschlechtliche durch Zweiteilung einer Zelle. Es ist demnach vielleicht geeigneter, ohne Rücksicht auf die Zahl der ursprünglich angelegten embryonalen Zellen von geschlechtlicher Fortpflanzung einerseits und ungeschlechtlicher Fortpflanzung andererseits zu sprechen. Die Dicyemiden pflanzen sich demnach in den Venenanhängen der Tintenfische ungeschlechtlich fort.

Diese Fortpflanzung der Dicyemiden erinnert in gewisser Weise an die Entstehung neuer Brut in den Miracidien und Sporocysten der Trematoden. Bei den Trematoden stehen sich allerdings zwei Meinungen gegenüber bei der Frage, wofür die »Keimzellen« angesprochen werden müssen, die in den Miracidien und Sporocysten gebildet werden, d. h., ob hier ungeschlechtliche Fortpflanzung oder Parthenogenese vorliegen.

Diese Ähnlichkeiten in der Art der Fortpflanzung zwischen Dicyemiden und Trematoden reichen jedoch nicht aus, um eine endgültige Entscheidung in dem Problem der systematischen Einordnung der Dicyemiden zu fällen. Es sei aber immerhin darauf mit allem nötigen Vorbehalt hingewiesen. Andererseits aber kann man erst recht nicht mehr die Annahme aufrechterhalten, daß die Dicyemiden als Mesozoen einen Übergang zwischen Protozoen und Metazoen darstellen.

9. Herr Dr. M. STOLPE (Berlin):

### **Zeitlupenfilm über den Schwirrflug der Kolibris.**

(Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Museums der Universität Berlin. Leitung Prof. STRESEMANN.)

Vorgetragen und vorgeführt von Herrn Prof. E. STRESEMANN.

Der Film wurde im Auftrage der Reichsstelle für den Unterrichtsfilm in der Flugtechnischen Akademie in Gatow hergestellt. Es wurden Aufnahmen mit Normalfrequenz, mit 200 Aufnahmen

pro Sekunde und mit 1000–1500 Aufnahmen pro Sekunde gemacht. Die zu den Aufnahmen verwandten Tiere stellte der Zoologische Garten Berlin zur Verfügung, und zwar die Arten: *Chlorostilbon aureoventris* (30 Flügelschläge pro Sekunde) und *Melanotrochilus fuscus* (25 Flügelschläge pro Sekunde). Die Vögel wurden vor einem Trinkgefäß schwirrend in verschiedenen Ansichten aufgenommen: 1. von der Seite, 2. von vorn, 3. von hinten, 4. von oben. Die Aufnahmen von oben wurden mit Hilfe eines oberflächenversilberten Spiegels, der unter  $45^\circ$  gegen die Horizontale geneigt, über dem Trinkgefäß angebracht war, hergestellt.

Bei der Auswertung des Filmes wurde an wichtigsten Ergebnissen folgendes gefunden: Die Bahn der Flügelspitze stellt eine 8förmige Figur dar. Beim Vorschlag, der dem Niederschlag beim freien Fluge entsprechen würde, zeigt die Vorderkante des Flügels nach vorn, die Oberseite nach oben. Am vorderen Umkehrpunkte führt die Flügelfläche eine Drehung von ca.  $160^\circ$  aus, so daß jetzt die Vorderkante nach hinten, die Unterseite des Flügels nach oben zeigt. Beim Rückschlag, der dem Aufschlag beim freien Fluge entspricht, ist also die Unterseite funktionell Oberseite des Flügels geworden. Am hinteren Umkehrpunkte wird der Flügel dann wieder nach der entgegengesetzten Seite um ca.  $160^\circ$  zurückgedreht. Die Flügelbewegung beginnt jetzt von neuem.

Für das Zustandekommen der Kraftwirkungen spielen bei diesen Flügelbewegungen die Handschwingen die ausschlaggebende Rolle. Sie allein führen die oben beschriebene Drehung um ca.  $160^\circ$  aus. Die proximalen Handschwingen führen keine so starke Drehung aus. Noch geringer ist die Drehung der Armschwingen, von denen nur 6 vorhanden sind. Nur beim Vorschlag scheinen sie ähnlich wie die Handschwingen zu wirken, sie werden nämlich nach hinten hochgehoben, so daß sie ungefähr horizontal liegen. Beim Rückschlag dagegen zeigen die Armschwingen senkrecht nach unten. Die einzelnen Teile haben dementsprechend einen verschiedenen Anstellwinkel gegenüber dem Schlagwind, d. h. die Flügelfläche zeigt eine verhältnismäßig starke Verwindung. Bei dem ebenbeschriebenen Fluge liegt die Körperlängsachse nicht horizontal wie beim freien Fluge, sondern zeigt fast senkrecht nach unten. Alles dies bedingt eine ganz andere Haltung der Flügelknochen. Der Oberarm liegt dem Körper dicht an und zeigt senkrecht nach unten. Der Unterarm ist stark gebeugt, und nur die Hand ist gestreckt, so daß die Handknochen ungefähr senkrecht vom Körper abstehen. Das Handgelenk befindet sich hierbei

ziemlich dicht am Körper und liegt etwas höher als das Schultergelenk. Beim Schwirrflug ist also Gebrauchsstellung ein stark gebeugter Arm, und nicht wie beim freien Fluge der anderen Vögel ein mehr oder weniger gestreckter Flügel. Da sich beim Kolibri demgemäß Ober- und Unterarm dicht am Körper befinden, bewegt sich im wesentlichen die Hand. Als wirksame Flügelfläche treten also nur die Handschwingen in Erscheinung.

Die Frage, wie weit sich die Schwungfedern beim Schwirrflug der Kolibris öffnen und schließen, soll im Journal für Ornithologie näher behandelt werden. Beim Betrachten des Filmes sieht man jedenfalls, wie sich die Handschwingen für ganz kurze Zeit, und zwar nur an den vorderen und hinteren Umkehrpunkten, öffnen. Da der Flügel bei *Melanotrochilus* nur ca.  $\frac{1}{100}$  sec an jedem Umkehrpunkte verweilt, so dauert dieses Öffnen und Schließen nur wieder einen Bruchteil von dieser Zeit. Genaueres ist aber erst nach Auswertung der Einzelbilder zu sagen.

Beim Schwirrflug auf der Stelle führt der Schwanz des Kolibri geringe Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen aus, die anscheinend im gleichen Rhythmus wie der Flügelschlag erfolgen. Bei Drehungen und Wendungen, bei Auf- und Abstieg dagegen wird der Schwanz stark gespreizt, bzw. vor- und zurückbewegt. Der Schwanz wirkt also im wesentlichen als Brems-, Steuer- und Stabilisierungsorgan.

10. Herr Dr. S. MAHDIHASSAN (Leipzig):

### Über zwei Sorten von Stocklack.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.

Direktor: Prof. Dr. BUCHNER.)

(Mit 10 Abbildungen.)

Die Lackinsekten, wie die meisten Schildläuse, besitzen keine Körpersegmente, Beine und andere wichtige anatomische Merkmale, und dadurch stößt man bei ihrer Einteilung auf große Schwierigkeiten. Betrachtet man dagegen die Kolonienbildung von zwei Lackinsekten, d. h. vergleicht man zwei Sorten von Stocklack miteinander, so sieht man, daß es mehrere Arten von Lackinsekten geben muß. Vor einiger Zeit wurde eine Arbeit [1] aus dem Institut des Herrn Prof. SCHMIDT über die Struktur des Stocklaacks herausgegeben, wo auch erklärt wurde, daß Stocklack



Abb. 1 und 2. Stocklack von *Lakshadia communis* mit lebenden Insekten, gesammelt in Hyderabad Deccan, 7. Juli 1922, Naturgröße. Abb. 1 auf *Ficus bengalensis*; Abb. 2 auf *Guazuma tomentosa*

Abb. 3 und 4. Stocklack von *Lakshadia nagoliensis* mit lebenden Insekten auf *Schleicheria trifuga*. Raipur (Mittel-Indien), Dezember 1923. Abb. 3, vergrößert 11:10; Abb. 4, vergrößert 15:10.



am besten als eine Wabe des Lackinsekts aufzufassen ist. Auf Grund solchen Studiums ist es möglich, die Einteilung von Lackinsekten nach der Art der Koloniebildung zu unternehmen. In der Mikrobiologie ist schon lange bekannt, daß jede Heferasse ihre eigene Riesenkolonie erzeugt. In ähnlicher Weise weist der Unterschied zwischen zwei Sorten von Stocklack auf den Artunterschied von Lackinsekten selbst hin.



Abb. 5. Querschnitt des Stocklacks von *Lakshadia communis* auf *Ficus mysorensis*. Der Zweig war fast, aber nicht ganz senkrecht gewachsen; die Lackinsekten wachsen besser auf die Halbkreise gegen die Erde geneigt, die ventral Seite (V), im Gegenteil zu der anderen, die dorsale Seite (D). Der Schnitt wurde im frischen Zustand unter Wasser photographiert. Vergrößerung 37:10.

Überall kommt in Südindien eine wilde, phylogenetisch betrachtet, die älteste Art von Lackinsekten, *Lakshadia communis*, vor. Abb. 1 stellt einen frisch gesammelten Stocklack auf *Ficus Bengalensis* und Abb. 2 auf *Gauzuma tomentosa* dar. In Abb. 1 erkennt man jedes einzelne Insekt im Stocklack eingebettet, durch so viele Sternchen (Abb. 1, S., Sternchen, jedes bestehend aus drei weißen Punkten) auf der Oberfläche. Die Insektenkörper, im Stocklack von *Lakshadia communis* sind von einer verhältnismäßig dünnen Schicht von Lacksekret bedeckt. Die

Anwesenheit von Sternchen spricht dafür, daß die Sekretdecke in diesem Fall dünn und glatt ist, sonst entsteht bei einer üppigen Ausscheidung des Sekrets Schrumpfung, und die Oberfläche wird dadurch rauh. In Abb. 1 wurde die Kolonie auf dem Baum *Ficus bengalensis* erzeugt, der als eine sehr günstige Nährpflanze für die Art *Lakshadia communis* gilt. Dagegen zeigt Abb. 2 Stocklack auf der weniger günstigen Pflanze *Gauzuma tomentosa* mit noch glatter

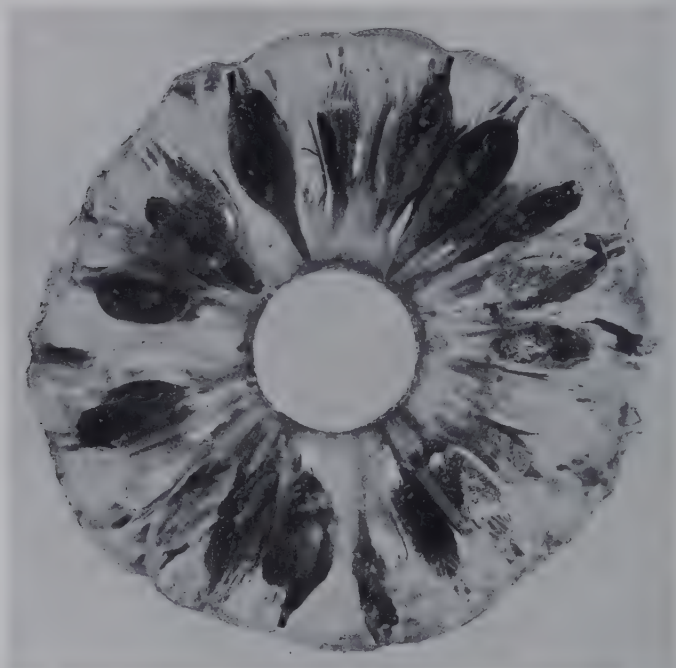


Abb. 6. Querschnitt des Stocklacks von *Lakshadia nagoliensis*. Die Insekten waren in vertrocknetem Zustand; das Loch in der Mitte, wo der Zweig fehlt. Photographiert in Luft. Vergrößerung 37:10.

Oberfläche als Abb. 1. Mit anderen Worten, Abb. 1 zeigt einen Stocklack mit einer dünnen Decke nur nach der Eigenart des Insekts, dagegen zeigt Abb. 2 Stocklack mit noch dünnerer und glatterer Lackdecke, verschlechtert durch die ungünstige Nährpflanze.

Das Insekt *Lakshadia nagoliensis* kommt in Mittelindien vor und wächst dort auf *Schleichera trijuga*. Diese Art scheidet reichlich Lacksekret aus, was bei der Koloniebildung deutlich zum Ausdruck kommt. In Abb. 3 sieht man zuerst die Oberfläche des

Stocklacks als sehr gefaltet und rauh, mit vielen Grübchen (*G* in Abb. 3), und mehreren Erhebungen. Die Grübchen entsprechen den Sternchen in Abb. 1 und deuten wieder auf je ein Insekt. Das Lackinsekt sinkt sozusagen in seinem eigenen Sekret unter, und die Anwesenheit von solchen Grübchen spricht für die lebhaftete Sekretionstätigkeit der Insektenart. An günstigen Stellen sieht man deutlich Tropfen von Lacksekret, z. B. in Abb. 3 mit Nr. 1



Abb. 7. Querschnitt des Stocklacks von *Lakshadia communis* auf *Anona cherimolia*, Bangalore (Indien), Oktober 1923. Der Querschnitt ist mondförmig mit einer engen Bucht zwischen den Zellen Nr. 1 und 5. Der Zweig wuchs fast senkrecht etwas gegen die Erde geneigt auf der ventralen Seite (*V*). Die entgegengesetzte Seite mit Zellen Nr. 1 und 5 ist als dorsale (*D*) anzusehen. Der Querschnitt zeigt leere Zellen und vertrocknete Insekten. Photographiert in Luft. Vergrößerung 37:10.

und 2 angedeutet. Wenn mehrere solche Tropfen zusammenfließen, entsteht eine kantige Erhebung, was in Abb. 3 (zwischen den Stellen mit Nr. 2 und 3 angezeigt) zu erkennen ist; bei Nr. 4 ist auch eine deutliche Erhebung.

Auf einem senkrechten Zweig besiedeln die Lackinsekten die ganze Oberfläche; dagegen auf einem horizontalen Zweig lassen sie sich nur auf der der Erde zugewandten Seite nieder. Wenn ein Zweig wenig geneigt ist, d. h. also fast senkrecht steht, dann siedeln

sich die Insekten überall an, aber diejenigen auf der dorsalen Seite des Zweiges wachsen schlecht, während diejenigen, die auf der ventralen oder gegen die Erde geneigten Seite sitzen, besser wachsen, worauf ich noch zurückkomme (Abb. 5). Wenn ein Zweig teilweise senkrecht oder teilweise so gebogen ist, daß dieser ziemlich schräg gegen die Erde geneigt ist, dann umhüllen die Lackinsekten nur den Abschnitt des Zweiges vollkommen, der senkrecht ist, während



Abb. 8. Querschnitt eines Stocklacks von *Lakshadia nagoliensis* aus Raipur (Mittelindien), Dezember 1923, mit Insekten in frischem Zustand. Photographiert unter Wasser. Vergrößerung 37:10. Das Loch in der Mitte zeigt, wo der Zweig fehlt. Zwischen L, L ist eine üppige Ausscheidung des Lacksekretes. W., Wachsfasern.

auf dem schrägen Teil die Insekten nur auf der ventralen Seite sich befinden. Abb. 3 zeigt eine kreisförmige oder vollständige Besiedlung auf dem oberen senkrechten Teil des Stocklacks, während auf dem unteren Teil (von der Stelle mit Nr. 5 angedeutet) die Besiedlung meistens auf die ventrale Seite des Zweigs beschränkt ist. Die Strecke, mit Nr. 5–6 angedeutet, stellt die Reihe von Insekten dar, die auf der Grenze der Lackkruste sind. Von ihren Körperseiten wurde Lacksekret reichlich ausgeschieden



(vgl. frühere [2] Abb. 3). Bei einem entsprechenden Fall der Kolonie von *Lakshadia communis* wird eine viel dünnere Schicht von Lacksekret beobachtet. Abb. 4 stellt noch eine andere Kolonie von der Art *Lakshadia nagoliensis* dar. An den Stellen mit Nr. 3, 5 und 6 angedeutet, ist das Lacksekret wie Tropfen ausgeschieden. Wo die Nummern 1 und 2 sich befinden, sind die Sekretröpfchen viel größer. Von 1 bis 2 sieht man durch die üppige Sekretion eine schwache Erhebung, während von 3 bis 4 die Kante viel stärker ist, besonders bei Nr. 4.

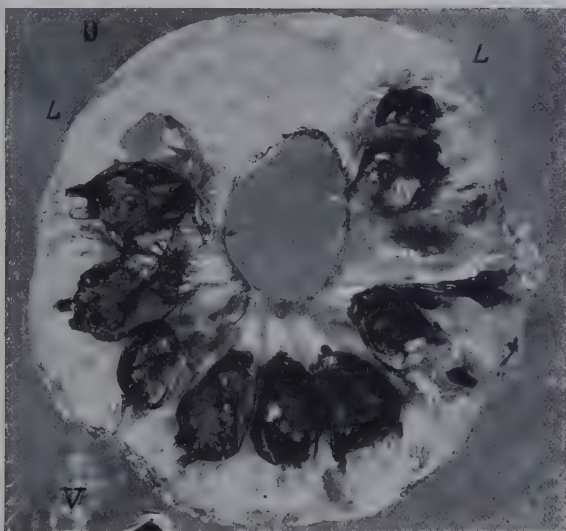


Abb. 9 Querschnitt eines frischen Stocklackes vom *Lakshadia nagoliensis*. In Luft photographiert. Vergrößerung 37:10. Eine bogenförmige Ausscheidung des Lacksekretes zwischen L, L.

Ein horizontaler Zweig des Baumes *Ficus mysorensis*, der nur eine Kleinigkeit gegen die Erde geneigt war, war von *Lakshadia communis* besiedelt. Abb. 5 zeigt einen kreisförmigen Querschnitt eines solchen Stocklackes. In der Mitte befindet sich der Zweig quergeschnitten. Auf dem dorsalen Halbkreis (D) sind die Insekten viel kleiner, während die ventrale Hälfte (V), die gegen die Erde geneigt ist, besser gewachsene Lackinsekten zeigt. Ich habe früher [3] ein farbiges Bild von *Lakshadia nagoliensis* Stocklack veröffentlicht. Abb. 6 ist ein Querschnitt von demselben Exemplar. Der Zweig in der Mitte ist beim Schneiden weggefallen; die Insekten sind voneinander deutlich getrennt, weil so viel Lacksekret dazwischenliegt. Die Körpergestalt der Insekten ist spitz

an beiden Enden im Vergleich zu denjenigen, die in einem Stocklack von *Lakshadia communis* sich befinden, wie Abb. 5 darstellt, wo nur das Körperende, das gegen den Zweig liegt, spitz gestaltet ist. Beim Vergleich der Abb. 5 und 6 sieht man die üppige Sekretausscheidung bei der Insektenart *Lakshadia nagoliensis*.

Wie schon erwähnt worden ist, lassen sich die Insekten auf einem senkrechten Zweig kreisförmig herum nieder. Wenn dieser

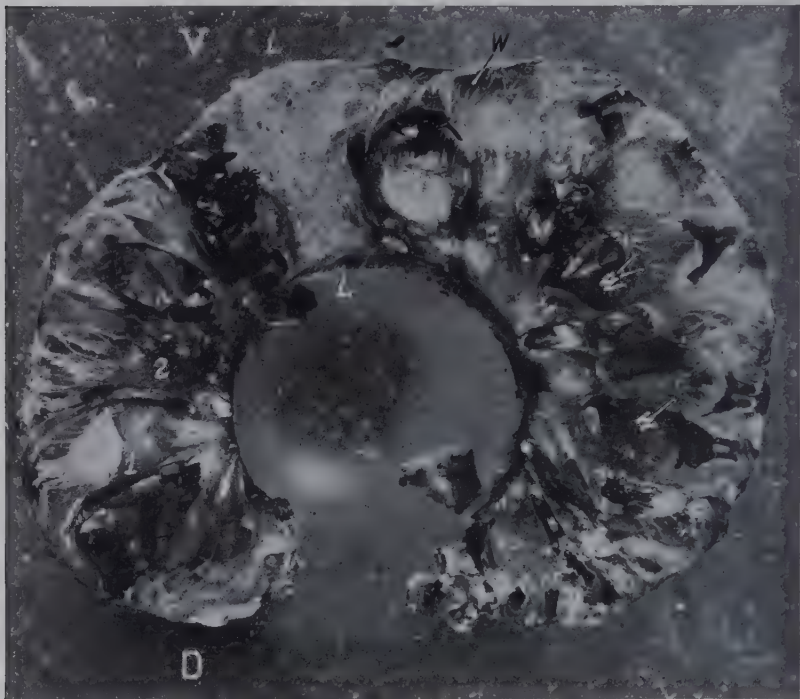


Abb. 10. Ein mondformiger Querschnitt eines frischen Stocklackes von *Lakshadia nagoliensis*. Ein leerer Raum, der von Insekten nicht besiedelt war, wurde von dem üppigen Sekret *L*, *L* gefüllt. Photographiert unter Wasser. Vergrößerung 37:10. Den Durchmesser des entfernten Zweiges ersieht man aus dem inneren Loch. *W.*, Wachfasern.

Zweig nicht senkrecht ist, dann bleibt eine buchtartige Lücke in der Lackkruste wie in Abb. 3, bei der der untere Teil des Stocklackes zu sehen ist.

Von dem Baum *Anona cherimolia*, wo ein Zweig etwas schräg wuchs, wurde Stocklack der Art *Lakshadia communis* gesammelt; ein Querschnitt dessen ist in Abb. 7 abgebildet. Beim Schneiden des Querschnittes ist der Zweig weggefallen und ein Loch in der Mitte entstanden. Die äußere Wand der Lackzellen Nr. 1 und 5

ist gleichzeitig der äußere Rand der Koloniekruste. Zwischen diesen Zellen ist eine enge Bucht in der sonst kreisförmigen Lackkruste. Bei einem ähnlichen Fall, bei dem *Lakshadia nagoliensis* einen Zweig fast umkreist, ergibt sich kein solcher leerer Raum, wie Abb. 8 dartellt. Der entsprechende Raum ist jetzt von Lacksekret gefüllt (*L*, *L* in Abb. 8), ausgeschieden von Insekten Nr. 1 und 5 und ihren Nachbarn. Ein Querschnitt durch den Stocklack in Abb. 4 an der Stelle, wo Nr. 1 sich befindet, hätte ähnlichen Querschnitt gegeben wie Abb. 8. Abb. 9 zeigt zwischen *L*, *L* eine viel längere bogenförmige Strecke des Lacksekrets, ausgeschieden von sehr entfernten Insekten.

Manchmal sterben mehrere Insekten nebeneinander als junge Larven und es entsteht dadurch eine Lücke inmitten der Siedlung. Bis die überlebenden Nachbarn gewachsen sind, wird schon so viel Lack ausgeschieden, daß dieser leere Raum mit Lacksekret ausgefüllt wird. Abb. 10 gibt so einen Querschnitt eines Stocklacks von *Lakshadia nagoliensis* mit Lackausscheidung *L*, *L* inmitten der Lackkolonie. Diese mondförmige Kruste befand sich auf einem ziemlich horizontalen, dicken Zweig, wie der große leere Raum in der Mitte zeigt. Die Bezeichnung *V* zeigt die gegen die Erde geneigte Seite, die entgegengesetzte oder dorsale Seite ist mit *D* angedeutet.

### Bibliographie.

1. MAHDIHASSAN, S., Z. Morphol. Ökol **33** (1938) 527. — 2. MAHDIHASSAN, S., Arch. Protistenk. **73** (1931) Taf. 13, Abb. 3. — 3. MAHDIHASSAN, S., Arch. Protistenk. **73** (1931), Taf. 13, Abb. 4.

11. Herr Dr. ANTON KOCH (Breslau):

### Die Bakteriensymbiose der Termiten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

(Mit 7 Abbildungen.)

1930 entdeckte der Italiener C. JUCCI bei einer primitiven australischen Termiten, *Mastotermes darwiniensis* FROGGATT, eine intrazelluläre Bakteriensymbiose, die, was Natur der Symbionten und Lage ihres Wohnsitzes betrifft, außerordentlich an die seit langem schon bekannten Blattidensymbiose erinnert.

Einzelne Mycetocyten, prall gefüllt mit Bakterien, die meist gebündelt beisammenliegen, sind in den visceralen Fettkörperabschnitten des Abdomen verstreut (Abb. 1). JUCCI begnügte

sich mit der Feststellung dieser Tatsache, ohne sich genauer mit diesem Objekt zu befassen, da ihm das nötige Material fehlte.

Dank dem Entgegenkommen zweier australischer Kollegen — Dr. A. J. NICHOLSON und I. M. MACKERAS, Canberra City — war es mir nun möglich, selbst das sonst schwer zu beschaffende Material zu analysieren. Und zwar konnte ich alle Kasten: geflügelte Geschlechtstiere und deren Nymphen, Arbeiter und Soldaten



Abb. 1. = *Mastotermes darwiniensis*. Arbeiter-♀;  
Bakteriocyten (Ba) im Fettkörper.  
Vm = MALPIGHISCHES Gefäß.

untersuchen. Die in den Fettläppchen einzeln isoliert liegenden Bakteriocyten, deren Größe variabel ist und zwischen  $7 \times 10 \mu$  und  $30 \times 45 \mu$  schwankt, sind nicht immer leicht zu finden (Abb. 2). Das ist z. B. bei den Nymphen beider Geschlechter der Fall, wo der Fettkörper mächtig entfaltet ist und die hier meist kleinen Bakteriocyten ganz vereinzelt zwischen den mit Reservestoffgranula angefüllten Fettzellen liegen (Abb. 2a). Bei den geflügelten Geschlechtstieren, die gleichfalls noch einen ziemlich voluminösen Fettkörper haben, der dann meist schon reichliche Mengen

von Uraten enthält, fällt das schon etwas leichter, aber auch da liegen ganz wenige Mycetocyten über ein weites Areal verstreut (Abb. 2b).

Nicht zu übersehen dagegen sind die riesigen Bakteriocyten in dem stark reduzierten Fettgewebe eines Arbeiters, die zu zweien oder dreien in einem Fettläppchen liegen und außen nur von einer einfachen Lage von Fettzellen begrenzt sind (Abb. 2c). Wieder ein anderes Bild bietet der Fettkörper eines Soldaten, wo in einzelnen der ziemlich zusammengeschrumpften Lobi dicht gedrängt zahlreiche, vorwiegend kleinere Mycetocyten, häufig nahe an der Peripherie liegen (Abb. 2d).



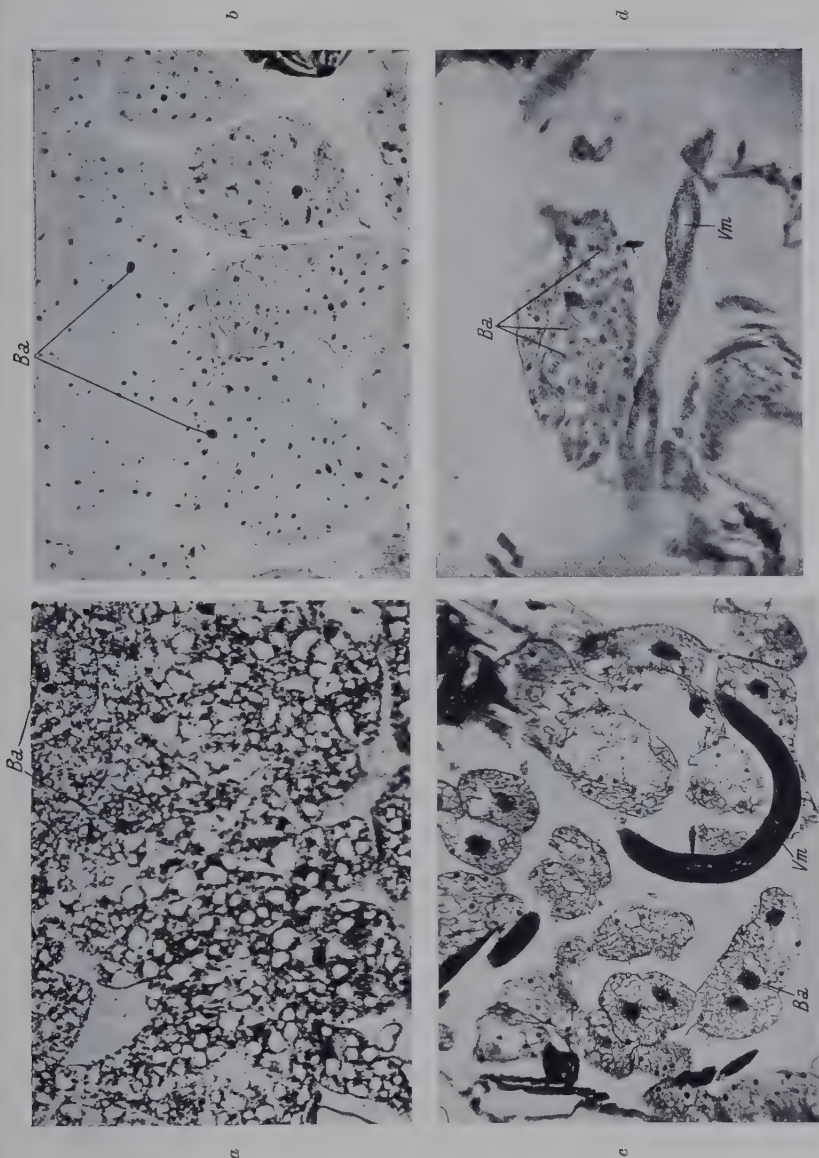


Abb. 2. *Mastotermes*. Fettkörper von a) ♂ Nymphen; b) ♂ Arbeiter; c) ♂ Soldat. *Ba* = Bakteriocyten; *Vm* = Vasa Malpighii. Alle 4 Mikrophotogr. bei gleicher Vergrößerung.

Ob diese Unterschiede in Größe und Verteilung der Mycetocyten nur auf den verschiedenen Entwicklungszuständen der betreffenden Individuen beruhen, wie man ja an der verschiedenen Beschaffenheit des Fettkörpers ablesen kann —, oder

ob sie kastenmäßig bedingt sind, kann ich nicht entscheiden. Es fehlt mir dazu das nötige Vergleichsmaterial von Larvenstadien der Arbeiter und Soldaten, sowie von älteren Geschlechtsindividuen.

Die symbiontischen Bakterien von *Mastotermes* sind gram-negative Kurzstäbchen von  $3-6\ \mu$  Länge und  $0,75\ \mu$  Dicke. Sie sind geradegestreckt bis schwach gekrümmt und zeigen nicht den für viele Symbionten typischen Formwechsel. Sporenbildung konnte ich nicht feststellen. Die kokkenartigen Gebilde, welche



Abb. 3. Ovarialinfektion. a) *Mastotermes*-Arbeiter: Ovar mit Bakteriocyten vor der Infektion der Eiröhren; b) *Mastotermes*: geflügelte Königin; Ovariole nach vollendeter Infektion; c) *Periplaneta orientalis*: Ovariole.

JUCCI für Entwicklungsstadien der *Mastotermes*-Symbionten hält, und die sich stets zwischen den Stäbchenbündeln eingestreut finden, erwiesen sich als Bakterienquerschnitte. Lebhaft Vermehrung durch Querteilung führt häufig zur Kettenbildung. Dank ihrem guten Färbungsvermögen mit Azur II sind sie in GIEMSA-Präparaten überall gut nachzuweisen.

Die erbliche Übertragung der Symbionten erfolgt auf dem Wege über die Ovarialinfektion, deren verschiedene Phasen, zeitlich getrennt, während verschiedener Stadien der postembryonalen Entwicklung ablaufen.

Zum Verständnis des folgenden sei kurz auf Bau und Lage der Keimstöcke einer *Mastotermes*-Königin eingegangen. Die beiden Ovarien liegen seitlich im Abdomen zwischen Darm und Körperdecke und erstrecken sich vom 6. bis ins vorderste Abdominalsegment. Sie setzen sich aus zahlreichen, traubenförmig angeordneten und getrennt in den Ovidukt mündenden Ovariolen zusammen, deren jüngste in den Endabschnitten liegen, die sich in der Medianlinie des 1. Abdominalsegmentes über dem Darm berühren. Sie sind allseitig umspinnen von einem dichten Flechtwerk von Tracheen, das von den abdominalen Stigmen aus versorgt wird.

Ein Längsschnitt durch eine der Ovariolen zeigt den typischen Bau der panoistischen Insekteneiröhren: Terminalfilum, Endkammer und Eifächer (Abb. 3b). In den Eifächern stoßen wir auf große Mengen von Bakterien, welche zwischen Follikelepithel und Ei liegen. Ihre Zahl nimmt vom Ende der Eiröhre nach der Spitze zu ab. Enthielt das letzte Eifach dichte Rasen von Bakterien, die parallel zueinander angeordnet die ganze Eioberfläche überziehen, so zählen wir in der vordersten Eikammer nur deren wenige, und Germarium, sowie Endfaden sind völlig frei von Symbionten.

Der Infektionsprozeß der Ovariolen und der wachsenden Oocyten ist in diesem Fall bei der jungen, noch geflügelten Königin schon abgeschlossen. Über die Herkunft der Bakterien soll uns das Ovar einer Arbeiterin Auskunft geben (Abb. 3a, 6a). Der Bau des auf sehr frühem Entwicklungsstadium stehengebliebenen Eierstocks ist bei der Arbeiterin im wesentlichen derselbe wie bei der Königin; nur vermissen wir das Tracheengewebe und an seiner Stelle legt sich ein Mantel von Fettgewebe um das Organ. Zahlreiche bakteriengefüllte Wanderzellen liegen überall zwischen Endfäden und Keimfächern der einzelnen Ovariolen verstreut, welche noch nicht zur Bildung von Eikammern geschritten sind. Bakteriocyten im umliegenden Fettgewebe, die zum Teil schon dicht an das Ovar herangetreten sind, deuten darauf hin, daß zur Zeit der Infektion eine Abwanderung von Bakteriocyten aus dem Fettkörper in das Ovar erfolgt.

Die gleichen Stadien, wie im Arbeiterinnenovar sind natürlich in den Keimstöcken der Larvenstadien weiblicher Geschlechtstiere zu erwarten. Das beweisen die Bilder der nymphalen Ovarien einer Königin. Prinzipiell finden wir auch da die

gleichen Verhältnisse, nur ist der Infektionsprozeß einen Schritt weiter gediehen wie bei der Arbeiterin. Waren dort die Ovariolen noch völlig frei von Symbionten, so stellen wir hier den Übertritt der Bakterien aus den Mycetocyten in die obersten

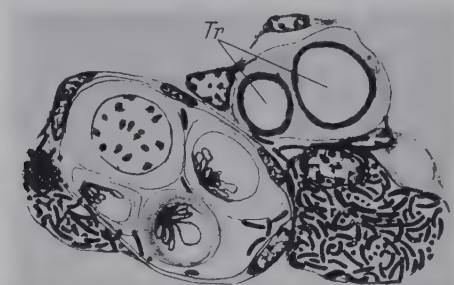


Abb. 4. *Mastotermes*: Querschnitt durch eine Ovariole der Nymphe im Augenblick der Infektion; *Tr* = Trachee.

Eikammern fest, der häufig von 2 oder mehreren Mycetocyten aus erfolgt, welche an verschiedenen Seiten einer Eiröhre anliegen können (Abb. 4). Die ersten infizierten Ovocyten stehen

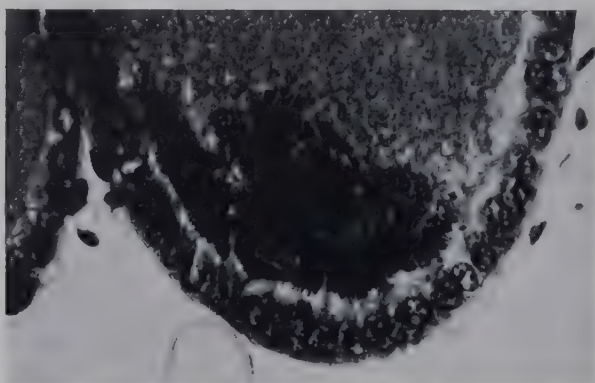


Abb. 5. *Mastotermes* ♀; polare Bakterienmasse im Ei. Mikrophot.

im Synapsisstadium. Nachdem in der jungen noch geflügelten Imago keine Mycetocyten mehr zwischen den Eiröhren anzutreffen sind, muß man annehmen, daß die Ausschüttung des gesamten Symbiontenvorrats der überall zwischen die Ovariolen in großer Zahl eingestreuten Wanderzellen spontan im letzten Stadium der Metamorphose erfolgt.



In der Imago kann eine Neuinfektion der aus den Keimfächern abwandernden Ovocyten nur durch Symbiontenkeime erfolgen, welche aus den bereits infizierten Eifächern stammen. Es müssen also aus der letzten noch infizierten Eikammer Bakterien in das davor liegende Eifach abwandern. Die Infektion der *Mastotermes*-Eier kann also eine zweifache sein: im jungen Ovar erfolgt sie direkt durch Übertritt von Bakterien aus Mycetocyten

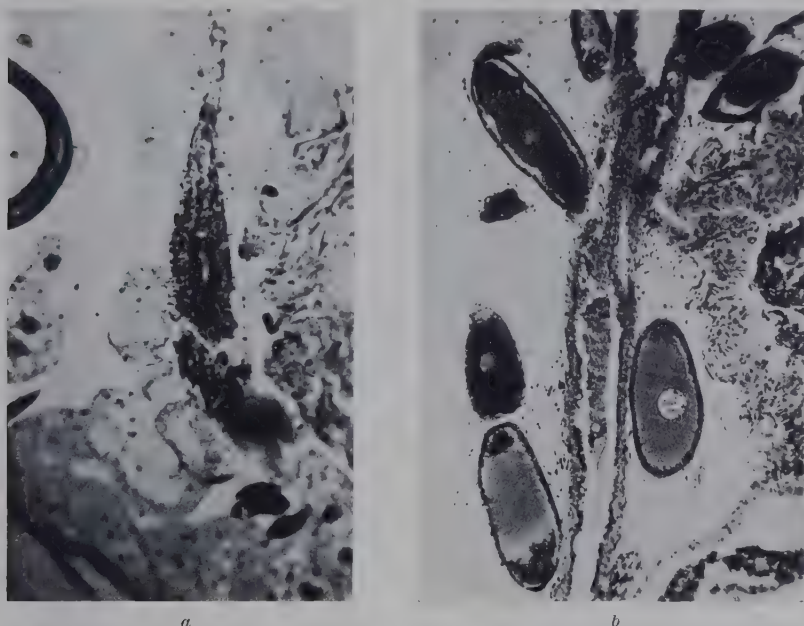


Abb. 6. *Mastotermes*: a) Ovar einer Arbeiterin und bei gleicher Vergrößerung: b) Teilausschnitt eines imaginalen Ovars; polare Bakterienmassen in den Eiern und Bakterien von abortiven Oocyten im Eileiter.

in die Ovariolen, nach der Metamorphose nur mehr von den hinteren Eifächern aus.

Während der späteren Stadien des Eiwachstums erfolgt eine Umgruppierung der Bakterien, welche sich rasch vermehren und zunächst eine vielschichtige Lage an der Eiperipherie bilden. Dann aber sinken sie nach beiden Eipolen ab und bilden voluminöse polare Ansammlungen, indem sie ins Eiplasma vordringen, das sie bisher gemieden hatten und dort sich stark vermehren (Abb. 6b). Kettenbildung und parallele Anordnung der Bakterien ist hier besonders schön zu beobachten (Abb. 5d). Aber einer schranken-

losen Vermehrung der Bakterien im Ei sind auch hier Grenzen gesetzt. Die polaren Bakterienmassen erstrecken sich nie über eine bestimmte festgelegte Grenze hinaus, die bei einem Abstand von  $50-60\mu$  von den Polen liegt. Ein ungezügelter Wuchern der Symbionten wurde dagegen in allen abortiven Eizellen beobachtet, die dann, völlig überschwemmt von Symbionten, in den Ovidukt ausgestoßen werden, wo man die Bakterien Schwaden neben Resten des Follikels noch erkennen kann (Abb. 6b).



Abb. 7. *Mastotermes darwiniensis* Froggatt. Habitusbilder von a) Imago; b) Nymphe; c) Arbeiter. (Ventralansicht.)

Sehen wir uns nach vergleichbaren Symbiosen bei anderen Insekten um, so sind es unter all den Fällen, wo wir Mycetocyten im Fettgewebe antreffen, nur die Blattiden, die sich symbiontisch genau so verhalten wie *Mastotermes*.

Und zwar ist hier die Übereinstimmung in allen Punkten eine so große, daß sie zunächst überraschen muß. In beiden Fällen Bakteriocyten, welche auf die visceralen Fettläppchen des Abdomen beschränkt sind und dort auch die gleiche Anordnung und Verteilung haben. Selbst die Größe der Bakterien und der Mycetocyten bewegt sich bei beiden Insektenordnungen innerhalb der gleichen Grenzen. Und für die Ovarialinfektion gilt genau dasselbe. Hier wie dort Frühinfektion durch Bakteriocyten, die sich erst zu

einem gegebenen Zeitpunkt ihres Inhaltes entledigen, und Spätinfektion von der vordersten Eikammer aus. Die Übereinstimmung zwischen beiden Objekten ist eine so große, daß dieselben von einem nicht Eingeweihten ohne weiteres verwechselt würden.

Dieser inneren Ähnlichkeit zwischen *Mastotermes* und den Blattiden entsprechen eine ganze Anzahl äußerer Merkmale, welche die Mastotermiden mit den Blattoideen gemein haben, und die zu einer Abtrennung der Mastotermiden von allen übrigen von SILVESTRI zu den *Termitidae* zusammengefaßten Termiten geführt hat: 5-Gliedrigkeit der Tarsen; große Zahl (30–32) der Antennenglieder; die Flügel sind noch nicht sekundär homonom und zeigen einen blattoiden Analfächer der Hinterflügel. Die Zahl 8 der MALPHIGISCHEN Gefäße entspricht genau den Verhältnissen bei jungen Blattiden und die Eier werden noch zweireihig in Serien zu 16–20 Stück abgelegt, wie in der Oothek der Blatterien.

Diese Merkmale, durch welche sich *Mastotermes* von allen übrigen Termiten unterscheidet, haben dazu geführt, diese primitive Reliktform geradezu als Bindeglied zwischen Blattiden und Isopteren aufzufassen [DESNEUX (1904)] und unsere Feststellungen über die symbiontischen Verhältnisse dieser Gruppe können diese Auffassung nur stützen.

Die große Eintönigkeit der symbiontischen Verhältnisse innerhalb der ganzen Ordnung der Blattiden spricht für ein hohes phylogenetisches Alter dieser Einrichtung. Nachdem bei den Isopteren, die verwandtschaftlich den Blattiden am nächsten stehen, die letzten Details dieser Symbiose getreu wiederholt werden, muß man daraus die Schlußfolgerung ziehen, daß das symbiontische Bündnis bereits von den gemeinsamen Vorfahren der Termiten und Schaben geschlossen wurde. Infolge der guten Durcharbeitung der Paläontologie der Blattoideen ist es in diesem Falle möglich, das Alter einer Symbiose ziemlich genau festzulegen.

Legt man den HANDLIERSCHEN Insektenstammbaum zugrunde, dann müßte die Symbiose zum mindesten seit der Kreidezeit bestehen, folgt man aber der HOLMGRENSCHEN Anschauung über den Ursprung des Blattoideen- und Isopterenstamms, so kommt man auf ein wesentlich höheres Alter. HOLMGREN nimmt an, daß sich im unteren Obercarbon die Isopteren und Blattiden als zwei getrennte Äste von den gemeinsamen Vorfahren, den Protoblattoideen, abgezweigt haben. Demnach müßte die Bak-

teriensymbiose von *Mastotermes* und den Schaben seit dem Paläozoicum bestehen.

Schließlich noch ein paar Worte über die Verbreitung der intrazellularen Bakteriensymbiose innerhalb der Ordnung *Isoptera*. Im Anschluß an seine Untersuchung von *Mastotermes* hat JUCCI schon einige Vertreter der *Termitidae* untersucht, ohne zu positiven Ergebnissen zu kommen, und zum gleichen Resultat bin ich gekommen bei der Prüfung einiger weiterer Arten, darunter einer Reihe der ursprünglichsten Formen überhaupt (*Archotermopsis wroughtoni* Desneux, *Termopsis newadensis* Hagen, *Hodotermes viator* Latr., *Prototermes quadricollis* Rbr., *Calotermes chilensis*, sowie einige *Termitinae*)<sup>1</sup>.

Das Fehlen der Bakteriensymbiose bei den übrigen Termiten — und es steht der Verallgemeinerung dieser Befunde wohl nichts im Wege — muß nach dem bisher Gesagten als Verlusterscheinung gebucht werden. Unmittelbar nach Abzweigung der *Termitidae* vom Isopterenstamm muß dieser Verlust eingetreten sein, denn anders wüßte ich mir das einheitliche Verhalten sämtlicher bisher untersuchten Vertreter der verschiedensten Tribus der *Termitidae* nicht zu erklären. Der Verlust einer einmal vorhanden gewesenen Symbiose ist nichts Ungewöhnliches und wir können auch heute noch bei verschiedenen Objekten einen Abbau der Symbiose verfolgen: *Oryzaephilus*, *Calandra*, *Formica* seien Beispiele hierfür [KOCH (1936)].

### Literatur.

- BUCHNER, P., Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl. Berlin 1930. — DESNEUX, J., A propos de la Phylogénie des Termitides. Ann. Soc. Entom. Belg. 48 (1904). — ESCHERICH, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909. — FROGGATT, W. W., Australian Termitidae. Par. II. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 2. Sér. 11 (1896). — HANDLIRSCH, ANT., Die fossilen Insekten usw. Leipzig 1908. — HILL, G. F., Notes on Mastotermes. Proc. Roy. Soc. Victoria N. S. Wales 37 (1925). — HOLMGREN, N., Termitenstudien I. u. II. Kgl. Svenska Vetensk.-Ak. Handl. N. F. 44 (1909); 46 (1910/11). — JUCCI, C., Sulla presenza dei batteriociti nel tessuto adiposo dei Termitidi. Arch. Zool. Ital. 16 (1932). — KOCH, A., Symbiosstudien. II. Experimentelle Untersuchungen an *Oryzaephilus surinamensis* L. Z. Morphol. Ökol. 32 (1936). — SILVESTRI, F., *Isoptera*; in: MICHAELSEN u. HARTMEYER, Ergebnisse der Hamburger Südwest-Australischen Forschungsreise 1905. Fauna Südwestaustraliens. II. Lief. 17. (1909).

<sup>1</sup> Herrn Dr. K. v. ROSEN bin ich für die Überlassung des Materials zu großem Dank verpflichtet.



12. Herr Prof. HANS JÜRGEN STAMMER (Breslau):

## Ziele und Aufgaben tiergeographisch-ökologischer Untersuchungen in Deutschland.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Eine ökologische Darstellung der Tierwelt Deutschlands zu geben, ist im Rahmen eines Referates unmöglich; dazu ist einerseits die Fülle der Probleme zu groß und andererseits die ökologisch-faunistische Durcharbeitung unserer Heimat zu gering. So habe ich mir das Thema: »Ziele und Aufgaben tiergeographisch-ökologischer Untersuchungen in Deutschland« gesetzt, erstens, um die bestehenden Lücken aufzuzeigen und zum anderen, um für den Gedanken einer stärkeren Schulung unseres Nachwuchses auf diesem Gebiete einzutreten, den ich schon im vorigen Jahre bei unserer Tagung in Bremen vertrat. Ich werde in meinen Ausführungen dabei stärker die Landfauna in den Vordergrund stellen und werde hydrobiologische Probleme nur streifen; die marine Tierwelt muß ich nahezu unberücksichtigt lassen.

Grundlage jeder tiergeographischen und ökologischen Forschung ist die Kenntnis des Faunenbestandes des zu untersuchenden Gebietes. Wie steht es damit in Deutschland? Können wir sagen, daß die rein systematische Erfassung der deutschen Tierwelt abgeschlossen ist? Schon diese erste Frage müssen wir — wenigstens in ihrem vollem Umfange — verneinen. Kaum eine größere faunistische Arbeit in Deutschland erscheint, bei der nicht wenigstens eine oder mehrere ganz neue Arten neben noch bei uns bisher nicht beobachteten Formen beschrieben werden. Bei einer Reihe von Tiergruppen dürfte allerdings der Artenbestand ziemlich vollständig erfaßt sein, wie z. B. bei den Vertebraten, Lepidopteren, Coleopteren, Orthopteren, Odonaten, Molusken, Hydrozoen und Spongien. Andere sind bisher viel weniger gut erforscht; mit einem größerem Zugang an Arten kann hier noch gerechnet werden, so z. B. bei den Thysanopteren, Apterygoten, den Spinnen, fast allen Gruppen der Würmer und den Protozoen. Einige wenige Gruppen harren schließlich überhaupt noch einer eingehenden systematischen Durcharbeitung; sie können noch als durchaus ungenügend bekannt gekennzeichnet werden; es sind das ein Großteil der landbewohnenden Acarinen und der Schlupfwespen, beides artenreiche und ökologisch wichtige Tiergruppen.

Da die Kenntnis des Artenbestandes Voraussetzung weiterer Arbeit ist, erwiesen sich systematisch zusammenfassende Darstellungen als notwendig. So ist in den letzten Jahren mit der Herausgabe großer Bestimmungswerke für die deutsche Fauna — neben Einzeldarstellungen mancher Gruppe — begonnen, wie der DAHLschen Tierwelt Deutschlands, der BROHMER-EHRMANN-ULMERschen Tierwelt Mitteleuropas und der GRIMPE-WAGLERSchen Tierwelt der Nord- und Ostsee. Aber auch mit ihrer Hilfe ist es ja selbst dem Fachzoologen in schwierigen Gruppen nicht möglich, ohne längeres Einarbeiten jedes Tier zu bestimmen; hierzu wird die Hilfe von Spezialisten stets notwendig sein. Über den Mangel an Spezialisten ist schon oft genug geklagt worden; es erübrigen sich darüber lange Ausführungen. Es sei aber ausdrücklich darauf hingewiesen, daß für die meisten der schwierigen Arthropoden- und Wurmgruppen in Deutschland bestenfalls ein Spezialbearbeiter vorhanden ist, der zumeist selbstverständlich mehr als überreich mit Material versehen, ja überlastet ist. Hier ist Abhilfe dringend notwendig, Nachwuchs unbedingt erforderlich und Bestrebungen, wie sie die Museen in Berlin und Hamburg pflegen, indem sie alle außerhalb des engen Fachkreises stehenden interessierten Biologen auf solche »offene« systematischen Gebiete hinweisen, auf das wärmste zu begrüßen.

Doch, wie schon gesagt, diese systematische Erfassung der Tierwelt ist ja nur die erste Vorarbeit; nie soll sie — wie es ja leider in Coleopterologen- und Lepidopterologen-Kreisen so leicht geschieht — Selbstzweck nur des Sammelns halber werden. So fragen wir weiter: wie steht es mit der Kenntnis der Entwicklung, des larvalen Lebens unserer einheimischen Tiere? Diese Frage betrifft allerdings im wesentlichen neben den Parasiten mit Wirtswechsel nur die Insekten mit mehr oder minder vollständiger Metamorphose. Hier ist noch fast alles ungetan. Nur in den kleineren, besonders den aquatilen Insektengruppen — wie bei den Perliden, Ephemeriden, Odonaten und Trichopteren — sind die Larvalbiologie und die verschiedenen Larvenstadien hinreichend bekannt. Dagegen ist selbst bei den so viel gesammelten und gezüchteten Lepidopteren eine Bestimmung der Raupen nur nach Fraßpflanze und Farbe möglich; systematische Bestimmungstabellen für Larven wie für Puppen stehen für die deutsche Fauna noch völlig aus, trotzdem die Grundlagen für die Larvalsystematik von amerikanischer Seite geschaffen worden sind. Unter den Coleopteren sind nur einige kleinere Gruppen richtig durchge-

arbeitet (einzelne Dytisciden, Silphiden, Lamellicornia u. a.); in den meisten Fällen ist eine Larve — wie erst recht bei den Dipteren (mit Ausnahme der Culiciden und Chironomiden) — nur bis zur Familie, höchstens Gattung bestimmbar, es sei denn, daß die Nährpflanze durch Gall- oder Minenbildung oder Fraßgänge den Weg dazu bietet. In der Erforschung der Larvalbiologie unserer Insekten, ihres ganzen Lebenszyklus ist noch unendlich viel zu tun; dabei versprechen solche Untersuchungen auch interessante Ergebnisse hinsichtlich des Artbildungsproblems, der Frage der Wertigkeit der larvalen und imaginalen Art- und Gattungsscharaktere.

Kein Organismus steht für sich allein; jede Tier- und Pflanzenart ist eingefügt und angepaßt an eine bestimmte für sie geeignete Umwelt. Wie steht es nun mit den Kenntnissen dieser Umweltsbeziehungen?

Als heterotrophe Organismen sind die Tiere angewiesen auf die Pflanzenwelt; nur zu einem geringen Teile können sie Räuber oder Schmarotzer pflanzenfressender Arten sein. Kennen wir die »Nahrungswelt« unserer heimischen Fauna? Allgemein gesehen ist uns wohl die Hauptnahrung der meisten Tierarten bekannt; wir können angeben, ob sie Räuber, Parasiten, Moder-, Pilz- oder Pflanzenfresser sind und wissen von letzteren auszusagen, ob sie poly-, oligo- oder monophag sind. Trotzdem klaffen hier schon große Lücken, wie z. B. die schönen Halticinenstudien HEIKERTINGERS zeigen. Es müßte möglich sein, auf Grund der Nahrungspflanze eine Tierart bestimmen zu können. Sofern das Tier Gallen oder Minen bildet, ist dieses dank des ROSS oder des HERING auch der Fall, aber seit »KALTENBACHS« Pflanzenfeinden ist eine zusammenfassende Darstellung auch mit Ausschluß der Gallen und Minen — nicht mehr versucht worden. Nur für einzelne Pflanzen (KOCH: Fichte und Tanne; STELLWAAG: Reben u. a.) oder Tierfamilien (KLEINE: Ipiden; SCHÜTZE: Mikrolepidopteren, verschiedene Raupenkalender) ist das in neuerer Zeit durchgeführt worden.

Dabei sind mit der Frage nach der Nahrung zahlreiche weitere Probleme, gleich wichtig für Wissenschaft und Praxis, verknüpft. Sind doch zahlreiche unserer Schädlinge von ihrer Wildpflanze auf unsere Kulturpflanzen übergegangen. Spezialisieren sich doch in gewissen Fällen vor unseren Augen manche Tierarten auf bestimmte Pflanzen oder Pflanzenteile. Hier liegt es nahe, den Einfluß der Nahrung und der damit verbundenen ökologischen Isolierung auf die Rassen- und Artbildung weiter zu verfolgen.

Recht erfolgversprechende Ansätze solcher Untersuchungen auf experimentellem Wege sind schon verschiedentlich vorgenommen. So hat PICTET *Lasiocampa quercus* auf Kiefer umgewöhnt, CRAIG-HEAD Bockkäferlarven anderen Hölzern eingefügt. Die in geringer Zahl erscheinenden Imagines zeigten dann eine deutliche Bevorzugung der früher auferzwungenen Nahrung.

Andrerseits kennen wir in der Natur nicht selten morphologisch gleichwertige Rassen, die auf verschiedene Pflanzen spezialisiert sind (z. B. bei den Aphiden) und umgekehrt gegen bestimmte Tiere immune Pflanzenrassen, ein für die Schädlingsbekämpfung bedeutsames Problem. Manche Pflanzenarten werden von Hunderten von Schädigungsarten heimgesucht, an erster Stelle die Eichen, die Obstbäume, die Rosen; andere werden mehr oder weniger verschont. Eingeführte Pflanzen haben vielfach keine oder nur wenige Feinde in der heimischen Tierwelt gefunden, wie die Roßkastanie, die Robinie u. a. Auf die Bedeutung der Tiere für Blütenbesuch und Samenverschleppung, wie auf die mannigfaltigen Symbiosen zwischen Tieren und Pflanzen, sei nur hingewiesen. Die Vielseitigkeit der Beziehungen zwischen Tieren und Pflanzen zeigen u. a. im neueren Schrifttum zwei schöne kleine Studien von ARNDT und MÜNCHBERG über die Einwirkung der Klebringe der Pechnelken auf die Tiere und den Fang der Droserablätter. Zahlreiche Probleme und Fragen dieser Wechselbeziehungen harren hier noch der Erschließung.

Noch geringer als bei den Pflanzenfressern sind unsere Kenntnisse über Räuber und Parasiten. Selbst bei den doch so vielfach untersuchten und gut bekannten Vögeln sind wir über die mengenmäßige Zusammensetzung der Nahrung im Verlaufe eines Jahres noch recht wenig orientiert. Bei gelegentlichen eigenen Untersuchungen über die Nahrung des Storchs oder bei Winteruntersuchungen geschossener Raub- und Singvögel ist mir das besonders stark aufgefallen. So stellten wir z. B. im letzten Winter fest, daß bei hoher Schneedecke die Kohlmeisen eines Kiefernwaldes sich in weitem Umfange von mit Schlupfwespen parasitierten Lachniden, die in bekannter Weise an den Kiefernadeln festhaften, ernährten. Unter den Parasiten ist besonders vernachlässigt das Studium unserer Schlupfwespen im weitesten Sinne des Wortes. Wir sind noch weit entfernt davon, eine Wirtsliste jeder Schlupfwespe oder eine Parasitenliste unserer heimischen Insekten geben zu können, obwohl das vielfach eine große Bedeutung hätte. In wie eigenartiger vergeblicher oder erfolgreicher



Weise sich die Wirte oft der Parasiteneier oder Larven zu erwehren vermögen, zeigte eine Studie meines Schülers BOESE. Die Zahl der bekannten Entwicklungszyklen der Trematoden und Cestoden ist klein im Verhältnis zu der noch nicht bekannten. Auf die eigenartigen, vom einfachen Transport über den Commensalismus bis zum Parasitismus sich steigernden Beziehungen der Nematoden und Insekten konnte ich auf einer früheren Tagung berichten; ähnliche bei den Acarinen sich findenden Verhältnisse sind noch kaum untersucht. Studien über die Protozoenparasiten heimischer Tiere, wie die HEIDENREICHs über die Ciliaten der Oligochaeten oder die FÖRSTERS über die Gregarinen der Insekten, ergaben eine Fülle neuer Arten.

Doch ist es nicht die Ernährung, die allein oder nur ausschlaggebend die Zusammensetzung der Tierwelt beeinflusst; in wenigstens ebenso starken Maße ist sie von den topographisch-geographischen Faktoren abhängig: vom Biotop. Wir verstehen mit HESSE darunter Abschnitte des Lebensraumes, die im wesentlichen Verhalten der Lebensbedingungen und in den dort vorhandenen an die Bedingungen angepaßten Lebewesen, den Lebensformen, gleichartig sind und von anderen Örtlichkeiten darin abweichen. Jedes Biotop ist daher besiedelt von einer bestimmten Pflanzen- und Tierbevölkerung, der Lebensgemeinschaft oder Biocönose. Kennen wir die Zusammensetzung dieser Lebensgemeinschaft?

Die Notwendigkeit der Biotopforschung und der mit ihr verbundenen Probleme ist gerade in letzter Zeit von HESSE, THIENEMANN, ARNDT und anderen besonders eindringlich betont worden. ARNDT unterscheidet vier Stufen in der Untersuchung der Einzelbiotope: Erstens die Festlegung des Artenbestandes, zweitens die Sonderung der Arten nach ihrer Häufigkeit und Bindung an das Biotop, drittens die Festlegung der die Artenzusammensetzung bestimmenden physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren und viertens das vergleichende Studium der verschiedenen Biotope und die sich hieraus ergebenden Gesetzmäßigkeiten. Unvergleichlich viel weiter als in der Zoologie vorgeschritten ist die Biotopforschung in der Botanik; hier ist die Festlegung des Artenbestandes der wenigen zu berücksichtigenden Pflanzengruppen jedem Botaniker in kürzerer Zeit möglich, während dem Zoologen die ungeheuere Mannigfaltigkeit der Tiere und besonders ihre Beweglichkeit, die vielfach ein Abwandern in benachbarte Biotope ermöglicht, die Untersuchungen erschwert.

Überblicken wir unsere Kenntnisse hinsichtlich der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften, ihrer charakteristischen Vertreter und der das Biotop bestimmenden Faktoren, so müssen wir feststellen, daß generell die Gewässer uns weit besser bekannt sind als die Biotope des Landes. Es liegt dies hauptsächlich an den viel größeren Schwierigkeiten, die Landtierwelt zu erfassen. Letztere ist in ihren Biotopen so reich gegliedert, ist selbst so artenreich und beweglich, daß jede Untersuchung einer Landbiocönose ein sehr umfangreiches und zeitraubendes Unternehmen ist. So ist auch die Sammelmethodik auf dem Lande sehr vieler schwer und vielseitiger und nicht so einheitlich durchführbar wie im Wasser.

In den letzten 20 Jahren besonders gefördert ist unsere Kenntnis der Tierwelt der brackigen Gewässer. Sie ist gekennzeichnet durch die Abnahme der Meerestiere, das Auftreten einzelner euryhaliner Süßwassertiere und das Vorhandensein einer ganzen Anzahl echter Brackwassertiere. Ihre mit der geographischen Lage und der Wasserzusammensetzung wechselnden Fauna, ihre eigentümlichen Lebensbedingungen — der erschwerte Exkret- und Atmungsstoffwechsel — sind vielfach untersucht und geklärt worden.

Bei weitem am besten bekannt ist die Tierwelt unserer Süßwasserseen, besonders durch die Untersuchungen THIENEMANNs und seiner Schüler. Wir kennen die verschiedenen Seetypen, die Klarwasser- und Braunwasserseen, den oligotrophen (subalpinen) See, den eutrophen (baltischen) See, den dystrophen (Humus-)See, wissen um ihre Entstehung und das Ineinanderübergehen der Typen im Laufe der Entwicklung der verschiedenen Seen und können über die Zusammensetzung der Tierwelt in diesen Seen weitgehend Auskunft geben. Die Tümpel und vorübergehenden Gewässer sind dagegen verhältnismäßig wenig, besonders in allgemein vergleichender Weise, untersucht.

Ebenso hat bisher die Tierwelt unserer größeren Flüsse und Ströme wenig Beachtung erfahren. Nur der Rhein ist durch LAUTERBORN einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden, und die Gebiete der Niederelbe sind von HENTSCHEL und seinen Schülern untersucht. Hier sind weitere Studien notwendig, um allgemeinere Kenntnisse über die Lebensgemeinschaften der Flüsse zu gewinnen.

Ein großes Interesse hat stets die Tierwelt der stärker fließenden Bäche gefunden. Hier wird durch die Strömung als den beherrschenden Faktor der Fauna das Gepräge gegeben, und die

zahlreichen Anpassungen, die das Leben im reißenden Wasser erst ermöglichen, waren stets ein bevorzugtes Studienobjekt. So ist die Kenntnis der Bachtierwelt, ihrer Anpassungen und ihrer Verbreitung — ich erinnere an die Verteilung der Bachtricladien — recht gut.

Auch die Quellen sind in ihrer Faunenzusammensetzung oft untersucht worden. Sie bergen — dank der annähernd das ganze Jahr gleichbleibenden geringen Wassertemperatur — vielfach neben eurythermen Tieren kaltstenotherme Formen, die nicht selten Relikte der Eiszeit sind. Weiter findet gerade an den Quellen, wie THIENEMANN zeigte, eine außerordentlich starke Durchmischung landbewohnender und aquatiler Formen, die in allen Übergängen auftreten, statt. In ihnen sind endlich oft auch Vertreter der Grundwasserfauna anzutreffen. Früher vertrat man die Anschauung, daß eine besondere Grundwasserfauna in Deutschland infolge der Einwirkung der Eiszeit beinahe fehle. Die in den letzten 10 Jahren wohl dank der Anregung der zusammenfassenden Darstellungen von SPANDL und CHAPPUIS in den verschiedensten Teilen Deutschlands begonnenen Grundwasseruntersuchungen haben das Gegenteil erwiesen und eine stark angepaßte, oft sehr altertümliche Tierwelt uns erschlossen, deren Vertreter teilweise noch einer genaueren Untersuchung harren.

Kürzer als bei der Wassertierwelt kann ich mich hinsichtlich der Landtierwelt fassen, da, wie schon gesagt, hier das meiste noch zu erarbeiten ist. Nur die Biotope, die infolge ihrer eigenartigen Lebensbedingungen zur Untersuchung verlockten, sind bevorzugt worden, wohl hauptsächlich deswegen, weil sich hier in auffälliger Weise Spezialisierungen und Anpassungen der Tierwelt zeigen würden.

Das gilt beispielsweise von der Tierwelt der Höhlen. Hier ist offensichtlich in der Landfauna, worauf HOLDHAUS schon hinwies, die Einwirkung der Eiszeit viel tiefgreifender gewesen als bei der Wassertierwelt, denn die zahlreichen seltsamen Landcavernicolen südeuropäischer Höhlen fehlen in Deutschland fast völlig. Doch auch ohne sie bieten unsere Höhlen genug Probleme, und der WOLFSche Höhlentierkatalog wird das in den letzten Jahren rege faunistische Interesse für die Höhlentierwelt sicher weiter wachhalten.

Verhältnismäßig gut sind unsere Kenntnisse ferner von der Tierwelt der Moore, wie es auch die zusammenfassenden Darstellungen von PEUS und HARNISCH zeigen. Auch hier gehen

Land- und Wassertierwelt unmerklich ineinander über. Besser als die Flachmoore sind die Hochmoore untersucht. Hier kennen wir annähernd den typischen Artenbestand, die »tyrphobionten und tyrphophilen« Tiere und können in den eigenartigen chemischen und klimatischen Bedingungen des Moores die wesentlichen Faktoren der Zusammensetzung der Biocönose sehen.

Ebenso sind die steppenartigen, xerothermen Biotope mit ihrer eigenartig mediterranen oder pontischen Tierwelt häufig eingehend erforscht worden. Ihre verschiedenen Faunenelemente, deren Abhängigkeit von den klimatischen Faktoren, ihre Besiedlungsgeschichte und ihre Kulturfeindlichkeit ist kürzlich von FRANZ, KUNTZE und anderen charakterisiert worden. Weniger gut sind wir schon über die Tierwelt der Dünen und des Strandes unterrichtet; hier ist es vielfach die Salzabhängigkeit der Organismen, die Untersuchungen veranlaßt hat; eine eingehendere zusammenfassende Darstellung der Strandtierwelt steht aber noch aus. Für die finnischen Tribsandgebiete hat KROGERUS vor einigen Jahren eine ausgezeichnete Schilderung der Tierwelt in ihren Beziehungen und Abhängigkeiten von dem eigenartigen Biotop gegeben.

Groß ist die Zahl der Arbeiten über die Tierwelt des Hochgebirges. Wenn es auch — mit Ausnahme gewisser Kalk bevorzugender oder gebundener Tiergruppen — kaum eine Abhängigkeit der Tiere von bestimmten Gesteinsarten gibt, wie HOLDHAUS nachwies, so ist doch die Zahl der gesteinsgebundenen Tierarten sehr groß. Der Einfluß der dem Gebirge eigenen klimatischen und orographischen Faktoren, wie Temperatur, Bestrahlung, Luftfeuchtigkeit, Höhenlage läßt sich deutlich in mannigfacher Weise an der Tierwelt nachweisen.

Alle bisher erwähnten Biotope sind durch den Menschen meist noch nicht allzusehr beeinflusst, haben bis zu einem gewissen Grade wenigstens ihre Ursprünglichkeit noch gewahrt; die vom Menschen stark umgewandelten oder erst geschaffenen Biotope haben ein viel geringeres Interesse gefunden; über die Gesamtzusammensetzung der Tierwelt in ihnen wissen wir recht wenig.

Das trifft ja schon für den Wald zu. Nur an wenigen Stellen Deutschlands ist er noch annähernd in natürlichem Zustand. Zumeist haben wir einen ausgesprochenen Kulturwald. Über die Schädlingsfauna dieses Kulturwaldes sind wir zwar gut unterrichtet, doch gibt es kaum Untersuchungen über die Gesamtfauuna der verschiedenen Waldtypen, geschweige denn, daß eine



vergleichende Untersuchung der Tierzusammensetzung verschiedener Waldtypen möglich wäre.

Ganz ähnlich ist es mit der Tierwelt des offenen Landes, also der Wiesen, Felder und Äcker. Hier liegen kaum irgendwelche Arbeiten vor; einzelne Sondergebiete sind gelegentlich untersucht, wie beispielsweise die Spargelfelder von DINGLER.

Eine zusammenfassende Darstellung der Lebensgemeinschaften Deutschlands, wie sie von JÄGER schon 1874 versucht wurde, und wie sie in vorbildlicher Weise in Amerika von SHELFORD gegeben wurde, fehlt uns daher noch völlig.

Wir können auch — das mag hier eingeschaltet sein — vom systematisch-zoologischen Standpunkt ausgehend, fragen, wie weit ist uns die Verbreitung der Tiergruppen auf die Biocönosen bekannt? Wissen wir, in welcher Lebensgemeinschaft das Hauptvorkommen der einzelnen Tierarten liegt, und aus welchen Gründen, wie weit und in welchem Maße sie daneben auch in anderen auftreten? Diesen Gedanken hat besonders DAHL betont, der ja verschiedentlich versucht hat, direkt nach dem Vorkommen der Tiere Bestimmungstabellen (z. B. für Isopoden) auszuarbeiten, ein Versuch, der in dieser Fassung bei der Eurytopie der meisten Arten natürlich nicht befriedigend ausfallen konnte. Aber wir sind auch heute bei den wenigsten Tiergruppen in der Lage, darüber genauere Angaben machen zu können, vielleicht für die Wirbeltiere, Schnecken und manche Crustaceengruppen neben den Wasserinsekten. Arbeiten über die Verteilung bestimmter Tiergruppen über eine Reihe von Biocönosen, wie die Untersuchungen GERSDORFS über die Laufkäfer Mecklenburgs, KUNTZES über die Cicaden Mecklenburgs oder GÖSSWALDS über die Ameisen des Maingebietes sind daher sehr zu begrüßen.

Wie ein Botaniker die Florengemeinschaft einer Wiese, eines Buchenwaldes oder eines Erlenbruches mit einem Blick überschauen kann, so müßte der Zoologe, vor einem solchen Gebiete stehend, ebenso angeben können, welche charakteristische Faunengemeinschaft hier anzutreffen ist.

Wir haben bisher die Lebensgemeinschaften nur in ihrer festen Zusammensetzung, in ihrer Statik betrachtet. Keine Biocönose ist aber fest gefügt oder unveränderlich, stets ist sie mit dem Werden und Vergehen ihrer Organismen, mit dem Wechsel der Jahreszeiten, mit den stets schwankenden Außenbedingungen starken Veränderungen unterworfen, ein System außerordentlicher Dynamik. RESVOY definiert eine Biocönose als ein sich in einem

beweglichen Gleichgewichtszustand erhaltendes Bevölkerungssystem, das sich bei gegebenen ökologischen Verhältnissen einstellt. FRIEDERICHs betont dann, daß das Streben zum Gleichgewicht, die Fähigkeit der Selbstregulierung, eine Eigenschaft jeder biologischen Einheit sei. Durch diese Fähigkeit sind gleichzeitig die Grenzen der Aufteilung der Biotope gegeben. Bei zu kleinen Gebieten ist es sinnlos, von einem Gleichgewicht zu sprechen. Dieses Pendeln der einzelnen Tierarten um eine Gleichgewichtslage läßt sich vergleichen mit dem Auf und Ab einer Wellenbewegung. Alle Einzelschwankungen greifen ineinander und beeinflussen sich gegenseitig. Die Lebewesen einer Biocönose sind Glieder eines großen Kräftekreislaufes, von denen eines in das andere greift, jedem seine Bedeutung zukommt und das Fehlen jedes Veränderungen hervorrufen muß.

Wollen wir tiefer in das komplizierte Getriebe der Biocönosen Einblick erhalten, so genügt eine einfache faunistische Erfassung der Tier- und Pflanzenwelt in ihrem Artenbestand nicht, auch nicht, die Feststellung der Häufigkeit oder der Seltenheit der einzelnen Arten; wir müssen vielmehr versuchen, die wirklich zahlenmäßige Verteilung der Arten zu erfassen. Wir müssen von der qualitativen Arbeitsweise zur quantitativen übergehen.

Auch hier ist die Hydrobiologie der Landforschung weit überlegen. Seit HENSEN sich der Erforschung des Planktons zuwandte, seit PETERSEN und EKMAN mit Hilfe des Bodengreifers die Tierwelt des Meeres oder Seebodens erfassen konnten, ist die Methodik der quantitativen Forschung in der Hydrobiologie ständig weiter ausgebaut und vervollkommenet. Es ist ja bei der viel gleichmäßigeren Verteilung der Organismen in größeren Gewässern, bei der viel leichteren Gewinnung und Verarbeitung der Bodenproben auch viel eher möglich, hier eine zahlenmäßige Analyse vorzunehmen als auf dem Lande.

Doch auch in der Hydrobiologie ist eine quantitative Analyse der Bevölkerung erst für wenige Biocönosen oder Teile von ihnen durchgeführt. Vielfach untersucht ist der Jahreszyklus des Planktons aller Gewässerarten; gut bekannt ist auch die Bodentierwelt der Seen — ich erinnere an die grundlegenden Untersuchungen LUNDBECKS. Heute ist kaum eine größere Arbeit über die Fauna eines Sees denkbar, ohne Berücksichtigung quantitativer Methoden. So ist es heute auch möglich, aus den vielen Einzeluntersuchungen eine Gesamtschau des Kräftekreislaufes und Lebensablaufes der Seen zu umreißen, wie THIENEMANN ihn auf dem Zoologentag

in Kiel gab. Ausgedehnt werden derartige Methoden in letzter Zeit auch auf die Flüsse und Teiche, da sie es insbesondere ja auch erlauben, wirtschaftliche Voraussagen über Güte und Fischereiertrag von Gewässern zu machen. Nicht erfaßt und überhaupt schwer erfaßbar mit der bisherigen Methodik sind dagegen alle kleineren Gewässer, Tümpel, Bäche, Quellen und auch die dicht bewachsenen Ufer der Gewässer, die keine Anwendung von Planktonnetzen und Bodengreifern gestatten.

Ich bin der Überzeugung, daß wir auch auf dem Lande in der Lage sind, mit den bisher erdachten Methoden viel weitgehender quantitative Forschung zu treiben, als es bis jetzt der Fall ist, ja, daß wir sowohl aus Gründen wissenschaftlicher Erkenntnis wie wirtschaftlicher Notwendigkeit es sogar tun müssen. Die Methodik wird — ohne daß hier auf Einzelheiten eingegangen werden kann — aus der Kombination verschiedener Fangweisen, zugeschnitten auf das jeweilig zu untersuchende Gebiet, bestehen müssen, wie: Quantitative Entnahme von Bodenstücken und deren mechanisches Auslesen mit Hilfe von Trockenapparaten (BERLESE- und TULLGREN-Apparate), Abfangen der Tierwelt eines kleinen Bezirkes durch Bedecken mit einem geschlossenen Kasten oder Zylinder und Auszählen der Organismen, Abfangen der Tierwelt durch eine bestimmte Anzahl von Kescherfängen und durch Kombination mit der Kasten- oder Zylinderfangmethode, Berechnung der Bewohnerschaft der Flächeneinheit, Einzelzählungen an isolierten Pflanzen, Blüten oder Blättern, Absuchen bestimmter Flächen oder Zeitfänge für bestimmte Tiergruppen usw.

Alle diese Arbeitsweisen sind bereits oft erprobt und auf ihre Fehlergrenzen untersucht worden. Es sind insbesondere die Amerikaner, in letzter Zeit auch die Russen, die Beachtliches in der quantitativen Analyse der Landbiocönoson geleistet haben; nur in der Untersuchung der Bodenfauna ist besonders von deutscher Seite gearbeitet worden. Alle diese Arbeiten erweisen nun die ständige Bewegung und Veränderlichkeit der Biocönoson und ihre Abhängigkeit von den zahlreichen Faktoren der Umwelt. An der Analyse dieser Faktoren ist in den letzten 10 bis 15 Jahren besonders eingehend gearbeitet worden; denn mit ihnen hängt auf das engste zusammen ein Gebiet größten wirtschaftlichen Ausmaßes, das des Massenwechsels oder der Gradation.

Auch die Massenvermehrung eines Schädlings liegt in den Schwankungsgrenzen der Bevölkerungsbewegungen einer Biocönose; sie stellt ein starkes Herauspendeln einer Tierart aus dem

Gesamtgefüge der anderen dar. Ihre Ursachen zu erkennen — um die Gefahr damit gleichzeitig bannen zu können — ist ja eine der Hauptaufgaben der tierischen Schädlingsbekämpfung. Der tiefere Grund der sich häufenden Schädlingsplagen liegt ohne Zweifel in der immer stärkeren Beeinflussung der Natur durch den Menschen, in der Zerstörung der natürlichen Biocönosen und der Schaffung der Kulturlandschaft. Besonders dort, wo auf sehr großen Flächen Monokultur betrieben wird — man denke an Nordamerika oder unsere Nadelwälder —, häufen sich die Schädlingsplagen; und doch ist bis heute auch noch nicht die Frage gelöst, ob nicht auch in natürlichen Urwäldern Gradationen vorhanden sind, ja, ob sie nicht zur Erneuerung überalterter Bestände in den Rhythmus des Lebensablaufes der Biocönosen gehören (ESCHERICH, EIDMANN).

Es ist nicht möglich, im Rahmen dieses Vortrages nun diese Umweltfaktoren im einzelnen zu analysieren. Fast jeder von ihnen würde allein ein Referat ausfüllen. Sie können daher nur ganz kurz gestreift werden.

Die augenblickliche Zusammensetzung einer beliebigen Biocönose ist zunächst einmal bedingt durch historische und topographische Faktoren. Den stärksten Einfluß auf den jetzigen Bestand der deutschen Tierwelt hat ohne Zweifel die Eiszeit gehabt. Je nach den Ausbreitungsmitteln und den hemmenden Ausbreitungsschranken, die für die einzelnen Tiergruppen und -Arten ja sehr verschieden sind, erfolgte die Besiedlung des Landes und auch des Wassers.

Diesem historischen Faktor steht gegenüber der ganze Komplex der ständig auf jedes Biotop wirkenden ökologischen Faktoren. Sie bilden für jedes Biotop in ihrer spezifischen örtlichen Beschaffenheit einen lokalen Einheitsfaktor, den FRIEDERICHs das Holozön nennt. Die ökologischen Faktoren lassen sich scheiden in die an das Biotop gebundenen abiotischen und die von der Biocönose abhängigen biotischen Faktoren. Bei der Gradation wurden als die wesentlichen Faktoren früher die biotischen, d. h. insbesondere die Wirkung der Parasiten und Räuber, heute dagegen die abiotischen, hauptsächlich das Klima, betrachtet.

Es besteht kein Zweifel, daß das Klima für die Vermehrung der Tiere von ausschlaggebender Bedeutung ist. Ist ja doch an sich die Verbreitung der Tierwelt weitgehend klimatisch bedingt. Unter den klimatischen Faktoren ist der wichtigste die Temperatur. Ihre Bedeutung für die Entwicklung der Tiere ist daher in letzter



Zeit besonders eingehend untersucht. Jedes Insekt — denn nur an ihnen wurde bisher gearbeitet — benötigt für seine Entwicklung eine bestimmte Wärmemenge, die nach BLUNCK annähernd konstant ist. Diese BLUNCKsche Wärmensummenregel und die von JANISCH dann weiter ausgebauten Formeln exponentiellen oder logarithmischen Charakters erlauben die Berechnung der Entwicklungszeiten der Insekten und gestatten gewisse Voraussetzungen zu machen über ein mögliches Massenaufreten von Schädlingen. Sie werden jedoch in ihrer Genauigkeit beeinträchtigt durch die außerordentlich mannigfachen Wirkungen der Temperatur. Besitzt doch jedes Insekt innerhalb der sein Leben begrenzenden Temperaturzone ein vitales Optimum, bei dem die größtmögliche Anzahl der Nachkommen möglichst schnell heranwächst, und ein Entwicklungsoptimum, bei dem zwar die schnellste Entwicklung der Nachkommen erfolgt, aber gleichzeitig die Mortalität sehr hoch ist. KOZHANTSCHIKOFF konnte zeigen, daß das vitale Optimum physiologisch gekennzeichnet ist durch den Temperaturbereich, in dem die physiologischen Prozesse in bequemen und mäßigen Rhythmen verlaufen und so einen maximalen Gesamteffekt haben. Weiterhin haben nun aber sehr viele Insektenarten nicht ein fest bestimmtes vitales Temperaturoptimum, sondern die verschiedenen Entwicklungsstadien besitzen jeweilig ein eigenes. Ferner zeigt sich, daß Temperaturen, denen frühere Entwicklungsstadien ausgesetzt waren, auf die Entwicklung der darauffolgenden nachwirken können. Erwähnt möge daneben noch werden das ganz temperaturunabhängige Überlagern mancher Insektenpuppen, die von der Temperatur nicht beeinflussbare Zahl der Generationen eines Jahres (WEBERS fixierten Reaktionstyp) vieler Insektenarten oder das Nebeneinandervorkommen verschieden langer Entwicklungsdauer bei der gleichen Insektenart am gleichen Ort. (*Cicada septemdecim* in Nordamerika.) Und schließlich sind die Temperaturabläufe der freien Natur viel komplizierter und in Versuchen kaum nachzuahmen.

Nächst der Temperatur ist für sehr viele Tiere die Luftfeuchtigkeit von großer Bedeutung; auch hier sind die Ansprüche der verschiedenen Entwicklungsstadien oft recht voneinander abweichend; jüngere benötigen gewöhnlich wesentlich höhere Luftfeuchtigkeit als ältere. Temperatur und Luftfeuchtigkeit sind in weitgehendem Maße aneinander gekoppelt; ihre gemeinsame Wirkung auf eine Anzahl von Insektenarten, besonders von Schädlingen, ist verschiedentlich untersucht.

Als weitere klimatisch wichtige Faktoren mögen hier noch genannt sein die mit der Luftfeuchtigkeit in enger Verbindung stehenden Niederschläge und die Einwirkungen des Windes und des Luftdruckes. Unser Klima ist weiter bestimmt durch größere Klimaperioden, in deren Verlauf das Wetter rhythmischen Schwankungen unterliegt. Es ist sehr leicht möglich, daß sich diese Klimaperioden auch in der Vermehrung der Tiere bemerkbar machen. So hat EIDMANN neben anderen Autoren versucht, das Auftreten der Forstschädlinge in regelmäßigen Rhythmen von durchschnittlich 12 Jahren — besonders gehäuft alle 33 Jahre — nachzuweisen.

Mit Recht wird gerade in den letzten Jahren darauf hingewiesen, daß es bei Freiland-Untersuchungen über die klimatische Abhängigkeit der Insekten nicht genügt, die Messungen irgendeiner, in der Nähe des Untersuchungsgebietes liegenden Wetterstation zu benutzen, sondern daß genau die klimatischen Faktoren des eigentlichen Untersuchungsgebietes zu registrieren sind. Denn dieses »Mikroklima« des Standortes kann sich je nach dem Biotop weitgehend abweichend von einem verhältnismäßig nahe gelegenen anderen Ort verhalten. KÜHNELT wies nach, daß die xerophilen und termophilen Elemente Mitteleuropas nur dank der mikroklimatischen Verhältnisse gewisser Biotope sich hier zu halten vermögen; FRANZ zeigte, daß gewisse Orthopteren direkt als Indikatoren des Mikroklimas verwertet werden können, und SCHIMITSCHEK macht auf die Bedeutung des Mikroklimas für Forstschädlinge, insbesondere Borkenkäfer, aufmerksam.

Als weiterer abiotischer Faktor sei schließlich noch der Boden und seine Zusammensetzung angeführt. Er ist zweifellos primär viel wesentlicher für die Pflanzenwelt als für die Tiere, die dann sekundär von den Pflanzen abhängen. Immerhin spielt für bodenbewohnende Tiere der Humusgehalt, die Struktur, der Luft- und Feuchtigkeitsgehalt des Boden eine ausschlaggebende Rolle. Wie weit die chemische Zusammensetzung die Tierwelt beeinflusst, darüber wissen wir bisher recht wenig; nur die Bedeutung des Kalkgehaltes, der Humussäuren und des Salzbodens ist für manche Tiergruppen erwiesen.

Zu den abiotischen Faktoren treten nun die biotischen noch hinzu. Alle Glieder einer Biocönose stehen untereinander in irgendwelchen Beziehungen, Beziehungen der Fortpflanzung, der Nahrung, der Konkurrenz, des Parasitismus usw. HESSE weist z. B. darauf hin, daß bei einer Eichenprozessionsspinnerplage durch den

Kahlfraß der Raupen gleichzeitig alle anderen an Eichenblätter lebenden Tiere geschädigt werden. Durch das stärker jetzt eindringende Licht und den Kotregen wird der Unterwuchs des Waldes gefördert, durch die Haare der Raupen das Wild vertrieben. Dafür sammeln sich die Kuckucke, die von den Raupen leben, und beeinträchtigen durch ihr Brutschmarotzertum das Brutgeschäft der Singvögel. Oder FRIEDERICHs führt als best untersuchtes Beispiel solcher Beziehungen den Baumwollkapselkäfer Nordamerikas, *Anthonomus grandis*, an. Er hat zu Feinden, außer Bakterien und Pilzen, 29 Parasiten, 22 Raubinsekten, 53 Vogelarten und einige Fledermäuse. Ein einziges der Raubinsekten besitzt an Feinden 12 Parasiten, 46 andere Raubinsekten und einen Hyperparasit. Von den 29 Parasiten leben 26 auch in insgesamt 55 anderen Käferarten. Diese Käfer leben an 91 Pflanzenarten und haben ihrerseits 44 Parasiten und 6 Hyperparasiten. Alle diese Insekten verbreiten Bakterien und Pilze, von denen sich wieder andere Tiere ernähren. So führt diese Kette von einem Organismus ausgehend durch die gesamte Biocönose zu jedem ihrer Einzelglieder. FRIEDERICHs nennt diese Gesamtbeziehung aller Organismen untereinander den biocönotischen Konnex. Er ist außerordentlich kompliziert und rechnerisch überhaupt nicht erfaßbar, worauf z. B. auch von VIETINGHOFF-RIESCH hinsichtlich des Nutzens und Schadens der Vögel aufmerksam macht. Eine reine Beurteilung eines Tieres nur nach dem Nützlichkeitsstandpunkt ist fast nie möglich; ein jedes Tier hat gewisse notwendige Funktionen in der Biocönose auszuführen. Sein Ausfall führt daher zu einer Veränderung der Gesamtbiorcönose, deren Ausmaß oft nicht zu übersehen ist. Bei der geringen Kenntnis dieser sich durch die Biocönose hindurchziehenden Beziehungsketten wären Untersuchungen dieser Art bei uns sehr erwünscht.

Man hat in den letzten Jahren die gegenseitige Beeinflussung zweier Tierarten auch experimentell zu erforschen begonnen. Nachdem VOLTERRA, von Fischereiproblemen des Mittelmeeres ausgehend, mathematisch errechnete, daß bei gleichbleibender beschränkter Nahrung von 2 Nahrungskonkurrenten der weniger Nahrung beanspruchende und sich stärker fortpflanzende Teil den anderen völlig verdrängen müsse, hat GAUSE in Experimenten mit *Paramecium caudatum* und *aurelia* hierfür den Nachweis führen können. Bekannt ist seit langem das zahlenmäßig gleichartige Schwanken von Raubtieren und ihren Beutetieren, z. B. in Nordamerika von Luchs und Polarhase. VOLTERRA errechnete,

daß unter gewissen Voraussetzungen die Zahl der Raub- und Beutetiere in sich überschneidenden Sinuskurven regelmäßig auf- und absteige; GAUSE und seine Mitarbeiter konnten an Raub- und Mehlmilben diese Berechnungen verifizieren.

Einen weitgehenden Einfluß auf die Vermehrung einer Tierart hat, wie gerade in letzter Zeit vielfach betont wird, die Populationsdichte, unter der hier die Zahl der Exemplare einer Art, bezogen auf die Flächen- oder Raumeinheit gemeint ist. Zahlreiche Untersuchungen von CHAPMAN, GAUSE, besonders PEARL und anderen zeigten, daß bei allen untersuchten Organismen — Bakterien, Hefen, Protozoen und Insekten — die Vermehrung in einem beschränkten Raum stets in einer typisch sigmoiden Kurve verläuft, d. h. zunächst eine langsame, dann eine stürmisch schnelle Vermehrung erfolgt, die wieder in eine langsame übergeht, um schließlich bei einer größten Bevölkerungsdichte stehen zu bleiben oder sogar etwas abzusinken. Auch im Massenwechsel der Schädlinge ist die Abnahme der Vermehrungsziffer der Tiere am Gipfel der Gradation in letzter Zeit oft betont worden. Warum von einer gewissen Dichte an — auch bei ausreichender Nahrung — diese Vermehrungsabnahme erfolgt, ist noch nicht völlig geklärt. Störungen während des Fressens und der Eiablage, die durch die gegenseitigen Störungen erfolgenden dauernden Bewegungen und der damit verbundene größere Energieverbrauch, Verzehren der abgelegten Eier u. a. mögen die Vermehrung herabsetzen; doch spielen hier wohl sicher auch psychische Reaktionen mit hinein. Im Gegensatz dazu konnte TITSCHAK zeigen, daß die Kleidermotte in Massenkulturen 10mal besser gedeiht als in Einzelhaft. Während nach PEARL bei *Drosophila* die höchste Nachkommenzahl eines Weibchens sich bei einem Pärchen pro Kultur ergibt, liegt sie bei *Tribolium* ganz deutlich bei 2 Pärchen pro Kultur. Hier handelt es sich wohl sicher um psychische Reaktionen, deren weitere Verbreitung noch zu ergründen ist.

Wir haben die wesentlichsten der Faktoren, die das Leben und die Vermehrung der einzelnen Tierarten einer Landbiocönose beeinflussen, kurz betrachtet. Früher wurden — wie schon erwähnt — stärker die biotischen Faktoren als die wesentlichen herausgestellt, heute dagegen mehr die abiotischen, die Klimaabhängigkeit. Tatsächlich zeigen fast alle Untersuchungen des Massenwechsels unserer Schädlinge, daß ein großer oder der größte Teil der Nachkommenschaft im Eistadium oder auf jüngstem Larvenstadium irgenwelchen abiotischen Faktoren erliegt.



BREMER nennt den Anteil einer Generation, der normalerweise irgendwie ausgemerzt werden muß, damit der Bestand stets auf der gleichen Höhe bleibt, den normalen Vernichtungskoeffizienten. Er und BLUNK stellen fest, daß dieser bei Insekten außerordentlich hoch sei und meist über 90%, oft über 99% liege. Es ist das eigentlich eine selbstverständliche Rechnung; denn, wenn ein Weibchen 500 Eier ablegt, so müssen von diesen am Ende der Gesamtentwicklung nur 1 Männchen zur Begattung und 1 begattetes Weibchen zur Eiablage gelangen; die übrigen 498 müssen irgendwann ausgemerzt werden, soll sich nicht der Bestand der Tierart erhöhen.

Die große Mehrzahl dieser zugrunde gehenden Nachkommenschaft fällt also klimatischen Faktoren zum Opfer; ist jedoch das Klima eines Jahres günstig für eine Insektenart, entspricht es weitgehend dem vitalen Optimum der verschiedenen Entwicklungsstadien, so vermehrt sich diese Art stark und kann den Ausgang zu einer Gradation ergeben. Kommen 90% der Nachkommenschaft durch Klimafaktoren frühzeitig um, und finden wir dann von 100 älteren Raupen 60 mit Schlupfwespen und Tachinen parasitiert, so ist nach BODENHEIMER die wirkliche Parasitierung nicht 60%, sondern 6%, also kaum ins Gewicht fallend.

BODENHEIMER glaubt so zu der Feststellung zu kommen, 2 alte Dogmen stürzen zu müssen: einmal den Kampf ums Dasein bedingt durch den begrenzten Nahrungsraum; denn nie wird dieser voll ausgenützt, fast nie werden die Pflanzen ernstlich durch die Tiere geschädigt. Das zweite ist das Gleichgewicht der Natur, das für Insekten vorwiegend durch Parasitenwirkung aufrecht erhalten werden soll. Die Parasitenwirkung spiele kaum eine Rolle, die Insektenvermehrung ist rein aus den klimatisch wirkenden Faktoren zu verstehen. »Wenn nicht alles trügt, so leben die Tiere in keiner optimalen, sondern geradezu in einer pessimalen Umwelt, die ihnen gerade noch eine Existenz gestattet. Mit E. RABAUD möchte Verfasser jede prästabilisierte Harmonie auch im Aufbau der Lebensgemeinschaften wie in der Anpassung einer Art an ihre Umwelt leugnen«. [BODENHEIMER (1928), S. 737.]

Gegen diese Schlüsse BODENHEIMERS sind schon von verschiedenen Seiten Einwände erhoben worden. Sehr oft werden Schädlingskalamitäten nachweislich durch Parasitenwirkung beendet. WEBER stellt obigem Ausspruch BODENHEIMERS einen anderen UEXKÜLLS entgegen: »Von den Gesetzen, die das Leben schaffen und vernichten, können wir nur sagen, daß eine all-

umfassende Planmäßigkeit ihnen zugrunde liegt, die sich in der vollkommenen Einpassung jedes Lebewesens in seine Umwelt am deutlichsten ausspricht.« WEBER zeigt, wie diese völlig gegensätzlichen Anschauungen aus der Betrachtung ganz verschiedener Seiten des tierischen Lebens entstehen, der reizphysiologisch gesehenen Einpassung in die Umwelt einerseits und der rein mechanisch betrachteten Vermehrungsweise und -beeinflussung, des Kampfes zwischen Vermehrungspotential und Mortalitätsquote andererseits. Er glaubt mit FRIEDERICHs, daß sich bei aller Beachtung der überragenden Bedeutung der klimatischen Faktoren, doch ein ausgleichender Mittelweg wird finden lassen.

Ich halte die BODENHEIMERSchen Anschauungen aber weitgehender als er für nicht richtig. Mag auch der Verlust an Nachkommen auf dem Jugendstadium durch klimatische Einflüsse noch so groß sein, so wird für die Übriggebliebenen doch weiterhin der Kampf ums Dasein oder besser das Überleben des Passendsten Gültigkeit behalten. Die Anpassungen der Tierarten an ihre Umgebung allgemein gesehen hier nachzuweisen, ist bei der Überfülle der Anpassungserscheinungen überflüssig. Daß weiterhin ein Gleichgewicht, eine Harmonie in den Biocönosen, in der Natur vorhanden ist, ist eine logische Notwendigkeit. Hinsichtlich der Vermehrungsrate einer Tierart gibt es 3 Möglichkeiten. Entweder ist die Zahl der sich fortpflanzenden Nachkommen stets geringer als die der Eltern, die Folge: das Tier stirbt aus, wie wir es für »kranke« Arten auch kennen. Oder die Zahl der sich fortpflanzenden Nachkommen ist stets größer als die der Eltern; die Folge ist ein ständiges Anschwellen der Individuenzahlen der Art, die letzten Endes zu einer Selbstvernichtung der Tierart führen muß. Oder die Zahl der zur Fortpflanzung gelangenden Nachkommen entspricht dem Durchschnitt der Zahl der Eltern, das Gleichgewicht ist gewahrt. Tatsächlich finden wir in der Natur durchweg diese dritte Möglichkeit verwirklicht. Die Zahl der Eier einer beliebigen Tierart steht stets im richtigen Verhältnis zu den während des Gesamtlebensablaufes eintretenden Abgängen. Sie ist ungeheuer groß bei Tierarten mit langlebenden Larvenstadien oder Parasiten mit kompliziertem Wirtswechsel; sie nimmt entsprechend der Verkürzung der Larvendauer, entsprechend der Brutpflege ab. Das hat schon DARWIN erkannt und WOLFF erneut für die Gallbewohner, die sich eines der Brutpflege gleichenden Schutzes erfreuen, betont. Nichts kann schlagender die Harmonie der Natur beweisen als diese Gesetzmäßigkeit. Wie sich allerdings dieses

Gleichgewicht, d. h. die Verminderung der Eizahl, erstmalig eingestellt hat, ob erst nach längeren Zeiten der Übervermehrung und damit verbunden in hohem Maße der Selbstvernichtung, ob sehr bald aus psychischen Gründen heraus, das entzieht sich ganz unserer Kenntnis. Daß die Harmonie »prästabilisiert« sei, wird — wie auch WEBER betont — kaum ernstlich behauptet werden. Der Streit der Ansichten zeigt, wie notwendig hier weitere Arbeiten, besonders auch Felduntersuchungen, über das Gleichgewicht der Biocönosen einzusetzen haben.

Das Gleichgewicht der Biocönose wird aufrecht erhalten durch alle die vielen Einzelfaktoren, die FRIEDERICHs zusammenfaßt als lokalen Einheitsfaktor, das Holozön. Mit Recht betont er, daß dieses Holozön mehr ist als die Summe seiner Teile, daß alle Faktoren miteinander eng verknüpft sind und sich gegenseitig beeinflussen. Nicht umsonst spricht man von einem Waldklima oder einem Großstadtklima. Wie grundlegend durch die Entfernung der Vegetation, des Waldes, das gesamte Bild der Landschaft, alle Faktoren des Holozöns geändert werden können, zeigt die Entwaldung der Mittelmeerländer und besonders die Nordamerikas mit der darauffolgenden Versteppung und den Staubstürmen. Die Einmaligkeit und Bedingtheit der Biocönose durch die Pflanzenwelt ist ja gut bekannt; weniger wissen wir, wie weit sie auch von der Tierwelt abhängt, durch die Tierwelt gestaltet wird. Als Beispiele solcher Abhängigkeit oder Gestaltung mögen erwähnt werden der Verbiß der pflanzenfressenden Säugetiere, der einen Waldwuchs verhindert, die Dammbauten der Biber, die landschaftsbestimmend werden können, der Einfluß der, wenigstens früher, riesigen Herden der Steppentiere auf die Steppe selbst, oder die Bedeutung der Regenwürmer für die Fruchtbarkeit und Vegetation des Bodens, die HEYMONs ausführlich zuletzt gewürdigt hat.

Diese enge Bindung aller Glieder einer Biocönose und eines Biotops aneinander und die bei einer Änderung eintretenden Katastrophen müssen den Menschen bei der Umgestaltung der Natur, ihrer Umbildung in die Kulturlandschaft ein Warnungsmal für zu tief gehende Eingriffe sein. Das biocönotische Gleichgewicht wird ja durch diese Umgestaltung aufgehoben. Hat es sich nun in der seit langem bestehenden Kulturlandschaft wieder eingestellt, oder ist es überhaupt hier nicht vorhanden? Auch diese Frage ist ungelöst und umstritten und eigentlich überhaupt noch nicht untersucht. Zweifellos ist dieses Gleichgewicht viel labiler, viel schwan-

kender und graduell, je nach der Lebensgemeinschaft, verschieden stark ausgeprägt. Es wird im langjährigen Kulturwald, besonders im Mischwald, stärker vorhanden sein, als in der offenen, häufiger umgestaltet werdenden Landschaft, auf der Wiese stärker als auf den Äckern. Daß sich selbst auf ihnen gewisse natürliche Gleichgewichtsszustände einstellen, konnte BÖRNER bei seinen Rapsglanzkäfer-Untersuchungen zeigen, wo sich auf den Rapsfeldern ein gewisses Gleichgewicht zwischen der Schlupfwespe *Diospilus oleraceus*, dem Rapsglanzkäfer (*Meligethes aeneus*) und dem Kohlblattrüßler (*Ceutorhynchus assimilis rubsameni*) einstellte; diese drei bilden, wie BÖRNER sagt, eine untrennbare Einheit, die wohl in einer natürlichen Biocönose schon vorhanden war und von hier mit übernommen wurde.

Wir wissen von den biocönotischen Zusammenhängen unserer Kulturlandschaft fast nichts, und doch wäre das gerade jetzt sehr notwendig. Wie wird sich die im Rahme des Vierjahresplanes vollziehende Einackerung vieler Feldraine, Hecken und Gehölze auswirken? Sind diese Orte nicht vielleicht Zufluchtsstätten zahlreicher Tiere, die ausgleichend, dämpfend die zu starken Ausschläge des mangelnden Gleichgewichtes unserer Äcker beeinflussen? Oder bergen sie ebenso viele Schädlinge wie Nützlinge? Werden bei der durch ihre Beseitigung weiter geförderten Intensivierung die auftretenden Schädlingsplagen nicht noch mehr empor-schnellen und größeren Schaden anrichten, als dem Nutzen eines etwas erweiterten Anbaues entspricht? Diese Gefahr liegt jedenfalls nahe, abgesehen von der zweifellos erfolgenden weiteren Verarmung der Fauna; eine exakte Beantwortung aller dieser Fragen aber ist zur Zeit unmöglich.

Wie wir bei der Statik der Lebensgemeinschaften fragten, in welcher Weise die einzelnen Tiergruppen sich über die Biocönosen verteilten, so werden wir bei ihrer Dynamik die Frage aufwerfen, wie passen sich die Tiere in die Lebensgemeinschaften ein, wie verhalten sie sich in ihnen, und wie wirkt die gesamte Lebensgemeinschaft, die ganze Umwelt sich auf das Tier aus, oder, wie HESSE sagt: »Wie kommt die Epharmonie, die Eignung für eine bestimmte Umwelt, zustande, und worin besteht sie?«

Gerade dieser große Fragenkomplex kann hier nur noch angedeutet werden. Das Verhalten der Tiere in der Umwelt, ihre Reizphysiologie in Anpassung an die Biocönose ist ein noch wenig beachtetes Gebiet, das durch von UEXKÜLL und seine Schüler, durch WEBER und manche Schädlingsarbeiten betont wird. Daß



dieses Verhalten durchaus nicht etwas Festes, Gesetztes ist, sondern vielfach, je nach der Umwelt für die gleiche Tierart schwanken kann, sogar so, daß man von physiologisch sich verschieden verhaltenden Rassen sprechen kann, ist fast jedem aus eigener Erfahrung bekannt. KRUMBIEGEL hat das völlig verschiedene Verhalten morphologisch kaum unterscheidbarer *Carabus*-Rassen aufzeigen können.

Viel stärker im Vordergrund, weil auch viel leichter erfaßbar, steht die Untersuchung der morphologischen Beeinflussung der Tiere durch die Umwelt, die letztlich selbstverständlich auch wieder auf physiologische Fragen zurückführt. Es sei hier an die bekannten Klimaregeln der Warmblütler erinnert, wie die BERGMANNsche, ALLENSche, GLOGERSche, von denen wir nach RENSCH bisher 8 verschiedene kennen. Die von REINIG jüngst veröffentlichte Widerlegung dieser Regeln kann wohl zunächst nur als ein Versuch gewertet werden. Für die Wirbellosen gelten innerhalb gewisser Gruppen ähnliche Regeln; ich denke besonders an Mollusken, Lepidopteren, Coleopteren; doch ist hier unser Wissen noch sehr gering. Wie ungeheuer stark umweltbeeinflußt eine enge systematische Einheit sein kann, hat MARTINI für die Culi-ciden dargetan; er sagt: »Studiert man eine kleine Gruppe mehr in's Einzelne, dann fällt einem auf, wie vieles Adaptation ist, und man denkt manchmal, alles ist Anpassung. Jedenfalls liegen oft Korrelationen mehr oder weniger weit gehender Arten vor zwischen 2 morphologischen Merkmalen untereinander oder zwischen einer bestimmten Lebensgewohnheit und einem Merkmal, die es nahe legen, daß manches funktionell ist, von dem man es ursprünglich nicht vermutet.«

Kehren wir nun noch einmal zurück zur Betrachtung der quantitativen Zusammensetzung der Landbiocönos, die uns zu den Fragen des Massenwechsels der Tiere, der Umweltsbedingungen, des Gleichgewichtes der Biocönose und des Einflusses der Umwelt auf die Tiere führte. In jeder Festlandbiocönose lassen sich 2 Hauptschichten unterscheiden, die Boden- und die Vegetationsschicht, wobei Moose, Flechten und Polsterpflanzen eine gewisse Zwischenstellung einnehmen. Relativ gut unterrichtet sind wir über die quantitative Besiedlung des Bodens, die in neuerer Zeit für Waldböden von SCHIMITSCHEK, ULRICH, VOLZ und anderen, für Wiesenböden von FRENZEL, für Ackerböden noch unvollkommen von MORRIS in England untersucht wurden. Deutlich ergibt sich aus diesen Arbeiten die Abhängigkeit der Dichte

der Tierwelt von der Luftkapazität des Bodens, dem Humusgehalt und der Bodenfeuchtigkeit. Die Bewohnerschaft zeigt eine ausgesprochene Tiefenschichtung; in ihr überwiegen bei weitem die Milben und die Apterygoten, die erstere an Individuenzahl bisweilen erreichen oder übertreffen. Zahlenmäßig finden sich in 1 m<sup>2</sup> Waldboden häufig über 100 000 (bis 270 000) Tiere (Metazoen), in Wiesenböden 12 000–94 000, während der Ackerboden infolge der starken Bearbeitung viel ärmer zu sein scheint. Wie weit im einzelnen die verschiedenen Böden verschiedener Biocönosen eine jeweils eigentümlich Fauna enthalten, ist noch nicht geklärt. Für die Böden verschiedener Waldtypen bejaht ULRICH jedenfalls diese Frage. Gerade bei der Tierwelt des Bodens ist es denkbar, daß pflanzliche und tierische Biocönose nicht parallel gehen, während für die Vegetations- oder Überbodenfauna eine oft weitgehende — im einzelnen noch wenig untersuchte, z. T. auch umstrittene — Parallelität festzustellen sein wird. Die Zahl der Bodentiere ist — verglichen bei gleicher Bearbeitungshäufigkeit des Bodens — vielfach direkt ein Indikator für die Güte des Bodens. Ihr Einfluß auf die Umsetzung der schwer zersetzbaren Stoffe, für die Durchlüftung des Bodens, ist offensichtlich recht wesentlich. Der jahreszeitliche Zyklus läßt für die Wiesenfauna nach FRENZEL 2 deutliche Maxima der Häufigkeit erkennen, im Frühjahr und im Herbst, in Abhängigkeit von der Feuchtigkeit, während die Waldstreu nach ULRICH nur ein Maximum im Hochsommer zeigt.

Wenig demgegenüber wissen wir über die quantitative Zusammensetzung der Tierwelt der Vegetationsschicht der Landbiocönosen. Die angewandten Methoden sind vielfach nur relativ, beziehen sich nicht auf die Flächeneinheit oder erfassen nur einzelne Tiergruppen. In Deutschland ist meines Wissens überhaupt noch keine wirklich quantitative Analyse der Vegetationsschicht irgendeiner Landbiocönose versucht worden, während diese in Amerika und in Rußland, neuerdings auch in Finnland, schon in größerer Zahl durchgeführt wurden. Es würde zu weit führen, diese Arbeiten hier zu analysieren, die ja zu dem keinen Vergleich mit deutschen Biocönosen gestatten. Doch lassen die bisherigen Untersuchungen, die CARPENTER zusammenfaßte, schon eine Reihe allgemeinerer Gesetzmäßigkeiten der Bevölkerungsbewegungen erkennen. Die Zahl der Bevölkerung ist außer von der Witterung in hohem Maße von der Gesamtgröße der Blattoberfläche abhängig. Dauer und Auftreten der Maxima der Bevölkerungsdichte hängt

eng zusammen mit der Länge der Wachstumsperiode der Pflanzen. Während in den Prärien und offenen Landschaften meist ein Bevölkerungsmaximum im Sommer auftritt, ist im Walde die ganze Vegetationszeit hindurch die Tierzahl viel gleichmäßiger. Hier sind allgemein 2 Maxima festgestellt worden, im Frühjahr und im Herbst; diese rühren aber nicht von der eigentlichen Tierwelt des Waldes her, sondern entstehen durch die im Herbst zur Überwinterung aus den offenen Geländen einwandernden Gästen, im Frühjahr durch deren Auswanderung.

Überhaupt zeigt der tierische Anteil einer Biocönose eine ständige Tendenz der Bewegung. Es ist nicht nur der jahreszeitlich bedingte Wechsel der Bevölkerung — bedingt durch das Auftreten und Verschwinden der einzelnen Arten — zu beobachten, sondern nebenher vollziehen sich sowohl jahreszeitliche wie besonders tägliche Bevölkerungswanderungen in vertikaler, wie in horizontaler Richtung, die besonders von CARPENTER und BEKLEMISCHEV untersucht wurden. Sie treten in offenen Biotopen mit starken Vegetations- und Klimagegensätzen am auffälligsten in Erscheinung und hängen im wesentlichen von der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit und dem Licht ab, können also an verschiedenen Tagen recht verschieden sein. BEKLEMISCHEV berechnete den Seßhaftigkeitskoeffizienten verschiedener Tiergruppen, d. h. den Prozentsatz einer Tiergruppe, der sich während eines ganzen Tages an der gleichen Stelle der Vegetationsschicht aufhält. Er ist bei Mücken nur 29,6%, bei Fliegen 51%, bei Käfern nahezu 100%. Mit Recht betont er, daß sich viele Tiere sicher als stärker feuchtigkeitsgebunden, stenohygrer, erweisen werden, als wir es bis jetzt wissen.

So erhalten wir durch diese Betrachtungsweise einen Einblick in die Dynamik der Biocönose. Unsere Anschauungen würden sich noch wesentlich vertiefen, wenn eine bestimmte Biocönose über Jahre hinaus derartig beobachtet würde, eine mühevollen, aber lohnende Arbeit, die bisher noch nirgends unternommen wurde. Nur für einzelne Tiere, wie für viele Schädlingen und von BARNES auch für Gallmücken ist längere Jahre hindurch die Stärke des Auftretens verfolgt, wie wir oben schon sahen.

Daher wissen wir über ein letztes Kapitel der Biocönotik fast gar nichts, das ist die Sukzession der Tiere. Jede Lebensgemeinschaft ist nur so lange stabil, wie der Gesamtkomplex aller Faktoren sich nicht ändert. Da aber schon durch die klimatischen Einflüsse die Einzelfaktoren auf die Dauer gesehen nie stabil sind,

so ändert sich im kleinen wie im großen, in kurzen wie in langen Zeiträumen auch das Bild der Lebensgemeinschaften, es entstehen Folgegesellschaften oder Sukzessionen. Wieder ist uns die Botanik im Studium dieser Sukzessionen weit voraus; sie hat zuerst gezeigt, daß, je nach den klimatischen und orographischen Verhältnissen jede Biocönose eine bestimmte Reihe von Folgegesellschaften hat, die in einem fast stabilen Endstadium, dem Klimaxstadium oder Schlußverein, ausmünden, und sie kennt auch die Reihenfolge und Zusammensetzung dieser Sukzessionen weitgehend. Solche Sukzessionen, die durch erdgeschichtliche Einflüsse, Bildung von Neuland, durch Katastrophen und ganz besonders durch den Eingriff des Menschen überall dauernd zu beobachten sind, harren noch völlig der Untersuchung, trotzdem schon vielfach auf ihre Bedeutung hingewiesen wurde. Ja nicht einmal kleinste lokale Habitatsukzessionen sind genauer untersucht, wie der Wechsel der Tierbevölkerung beim Vergehen einer Leiche oder beim Tod und völligem Zerfall verschiedener Baumarten. Und doch ist das Studium dieser Folgegesellschaften sehr notwendig; denn nur aus einer wirklichen Kenntnis der ganzen Statik und Dynamik der Biocönosen samt aller ihrer Faktoren und der Sukzessionen, wird es uns möglich werden, eine Synthese des Gesamtkreislaufes der Natur vorzunehmen.

Ich bin am Ende meiner eigentlichen Ausführungen. Es konnte hier nicht meine Aufgabe sein, ein vollständiges Bild der ökologischen Forschung — so weit das überhaupt möglich ist — zu entwerfen; ich habe bewußt mehr Fragen gestellt als beantwortet, um die ungeheuer großen Lücken unseres ökologischen Wissens aufzuzeigen. Ich hoffe trotzdem gezeigt zu haben, eine wie außerordentlich enge Verknüpfung und Verflechtung jeder Organismus mit seiner gesamten Umwelt aufweist, daß er nur aus ihr heraus zu verstehen ist. Dabei ergeben sich bei jeder tieferen ökologischen Forschung für alle Teildisziplinen der Zoologie, ja eigentlich für alle Naturwissenschaften ständig Verbindungslinien. Ein gegenseitiger Austausch von Ergebnissen, Anregungen und Fragen verknüpft die Ökologie mit allen Gebieten, so daß FRIEDERICHs mit Recht die Ökologie letzten Endes als die überfachliche, in sich verbundene Naturwissenschaft bezeichnet. Wie kaum ein anderes Gebiet benötigt aber gerade die Ökologie, um wirkliche Erkenntnisse zu erarbeiten, ein ungeheures Tatsachenmaterial als Grundstock. Dieses Material fehlt noch in weitem Maße. Es zu erarbeiten, bedürfen wir der Hilfe möglichst zahl-



reicher Mitarbeiter. Die Arbeit kann nicht allein ausgeführt werden von den wissenschaftlichen Instituten und Museen; hier werden hauptsächlich die experimentellen und zusammenfassenden Untersuchungen geleistet werden müssen. Die ungeheure Freilandarbeit muß zum großen Teil durch besondere ökologische Freilandstationen und nicht zum kleinsten Teil durch Liebhaber getragen werden.

Ich kann daher meine Ausführungen nicht beschließen, ohne noch einmal auf diese zu leistende Arbeit hinzuweisen und für ihre Förderung folgende Anregungen zur Diskussion zu stellen:

1. Für ökologische Forschungen, besonders solche der Landbiocönosen sind in verschiedenen Teilen des deutschen Reiches eine Anzahl Stationen zu schaffen wie sie die Hydrobiologie in Plön, Lunz, Langenargen und Krefeld bereits seit langem besitzt, und wie sie in Bellinchen im ersten Entstehen begriffen ist. Ihre Einrichtung kann oft mit verhältnismäßig geringen Mitteln bewerkstelligt werden.

2. Die Zahl der Kustoden der naturwissenschaftlichen Museen ist nicht nur wieder herzustellen, sonder sogar nach Möglichkeit zu vergrößern.

3. Den Liebhaberspezialisten, denen wir in Deutschland so außerordentlich viel in systematischer, faunistischer und besonders auch in ökologischer Hinsicht verdanken, von denen wir in der älteren Generation noch eine ganze Anzahl, in der jüngeren äußerst wenig haben, sollte stärkste Förderung durch Forschungsbeihilfen, weitgehendste Urlaubserteilung, und auch Berufung in Kustodenstellen gewährt werden. Ebenso ist ernsthaften Interessenten einer Tiergruppe durch Unterstützungen und Beurlaubungen die Möglichkeit der Einarbeitung in diese zu geben.

4. Auf den Hochschulen ist in Vorlesungen, Praktischen Übungen, Exkursionen und Lagern eine stärkere Betonung aller ökologischen Fragen notwendig. Insbesondere müssen die Studenten auf die vielen neben dem Beruf später ausführbaren, wirklich wertvollen Arbeitsmöglichkeiten hingewiesen werden.

5. Jedes Zoologische Institut, jedes naturwissenschaftliche Museum muß — gegebenenfalls in Zusammenarbeit beider Stellen — die zentrale Stelle der Provinz oder des Landes für heimatliche faunistisch-ökologische Forschung sein; es soll versuchen, Spezialisten zu werben und planmäßige ökologische Forschung der Heimat anzuregen und zu leiten durch Zusammenfassen aller interessierten Kräfte, Vorträge, Literaturbeschaffung u. ähnl. Für die Naturwissenschaftlichen Museen besteht ja seit einigen Jahren eine der-

artige Arbeitsgemeinschaft. Erst nach Schaffung solcher örtlichen Stellen kann an eine Gesamterfassung aller deutschen Faunisten ernsthaft gedacht werden.

6. Es sind größere Publikationsmöglichkeiten für faunistisch-ökologische Arbeiten zu schaffen. Sie sind zwar in manchen Teilen Deutschlands vorhanden, fehlen aus Mangel an Mitteln in anderen aber völlig.

Diese Vorschläge sind zum großen Teil nicht neu, sie sind von THIENEMANN, ARNDT, HEDICKE u. a. schon gemacht worden. Ich stelle sie hier nicht auf, um sie wieder einmal zu erwähnen und als erstrebenswert zu bezeichnen, sondern, weil ich glaube, daß wir alle die Pflicht haben, sie auf das nachdrücklichste zu fördern und ihre Durchführung zu ermöglichen. Ich betone »die Pflicht haben«, denn ich hoffe, auch gezeigt zu haben, daß diese Forschungen unbedingt notwendig sind. Abgesehen davon, daß bei einer Reihe anderer Nationen die ökologische Forschung, besonders der Landtiere, weit stärker gefördert wird als bei uns, besteht diese Notwendigkeit in dreierlei Hinsicht. Erstens ist es höchste Zeit, ursprüngliche Biocönosen und Sukzessionen zu untersuchen, denn die ursprüngliche Landschaft verschwindet in Deutschland in zunehmendem Maße und nur aus dem Studium ursprünglicher Biocönosen werden wir die des Kulturlandes verstehen können. Zweitens zwingen uns, — wie ich wohl oft genug betont habe — wirtschaftliche Überlegungen — insbesondere die Auswirkungen der Schädlingsplagen und überhaupt die Folge der menschlichen Eingriffe in die Biocönosen zu solchen Untersuchungen. Und drittens das Wesentlichste: Wir dürfen stolz darauf sein, daß im heutigen Deutschland die Biologie die ihr zukommende zentrale Stellung endlich erhalten hat. Die Schule fordert von den Lehrern heute mit Recht die Betonung ökologischer Fragen wie die Umweltseinwirkungen, den Daseinskampf und die ganzheitliche Betrachtungsweise der Natur im Unterricht; sie fordert weiter die Abhaltung biologischer Lehrausflüge und will, daß der Lehrer seine Schüler für die Natur begeistere. Hier liegt die höchste Aufgabe jeder ökologischen Forschung: Aus der Gesamtschau der Harmonie der Natur unsere Studenten nicht nur wissenschaftlich exakte Arbeit und Beobachtung zu lehren, sondern ihnen auch wahre Liebe zur Natur einzupflanzen und darüber hinaus überhaupt jeder Naturentfremdung und -entwurzelung unseres Volkes entgegenarbeitend seine Naturverbundenheit weiter zu wecken und zu stärken.

## Literaturverzeichnis.

- ARNDT, W., Über die zoologische Biotop-Forschung in Deutschland. Der Naturforscher **5**, Nr. 2 (1928) 1-6. — Ders., Über die Bedeutung der Klebgürtel der Pechnecken für die Kleintierwelt. S.-B. Ges. naturf. Fr. Berlin **1937**, 138-161. — BARNES, H. F., Studies of fluctuation in insect populations. I.-VI. J. anim. Ecol. **1-4** (1932/35). — BEKLEMISCHEV, W. N., Die täglichen Migrationen der Wirbellosen in einem Komplex von Festlandsbiozöten. Trav. Inst. Rech. biol. Perm. **6** (1934) 119-208. — BLUNCK, H., Die Erforschung epidemischer Pflanzenkrankheiten auf Grund der Arbeiten über die Rübenfliege. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz **39** (1929) 1-28. — BLUNCK, H., Der Massenwechsel der Insekten und seine Ursachen. 4. Wanderversamml. dtsh. Entomol. Kiel 1930. S. 19-41. — BLUNCK, H., BREMER, H. u. KAUFMANN, O., Untersuchungen zur Lebensgeschichte und Bekämpfung der Rübenfliege (*Pegomya hyoscyami* Pz.). Arb. Biol. Reichsanst. **71** (1929) 103-193. — BODENHEIMER, F. S., Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur. Biol. Zbl. **48** (1928) 714-739. — Ders., Der Massenwechsel in der Tierwelt. Grundriß einer allgemeinen tierischen Bevölkerungslehre. Arch. Zool. Ital. **16**, 1 (1930) 98-113. — BÖRNER, C., Beiträge zur Kenntnis vom Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten. Arb. Biol. Reichsanst. **10** (1921) 405-466. — BOESE, G., Der Einfluß tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. Z. Parasitenkde **8** (1936) 243-284. — CARPENTER, J. R., Quantitative community studies of land animals. J. anim. Ecol. **5** (1936) 232-245. — CHAPPUIS, P. A., Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Die Binnengewässer; Herausgeg. v. A. THIENEMANN. Bd. III. 1927. 175 S. — DINGLER, M., Die Tierwelt des Spargelfeldes. Z. angew. Entomol. **21** (1935) 291-327. — EIDMANN, H., Zur Kenntnis der Periodizität der Insektenepidemien. Z. angew. Entomol. **19** (1931) 537-567. — EMDEN, Fr. v., Über den Speziesbegriff vom Standpunkt der Larvensystematik aus. 3. Wanderversamml. dtsh. Entomol. Gießen 1929. S. 47-56. — ESCHERICH, K., Forstentomologische Streifzüge im Urwald von Bialowies. Bialowies in deutscher Verwaltung. Berlin 1917. Heft 2. S. 97 bis 115. — FOERSTER, H., Gregarinen in schlesischen Insekten. Z. Parasitenkde **10** (1938) 157-208. — FRANZ, H., Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. Z. Morphol. Ökol. **22** (1931) 587 bis 628. — Ders., Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. Zoogeogr. **1** (1933) 551-565. — FRENZEL, G., Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens. Jena: Fischer 1936. 130 S. — FRIEDERICH, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin 1930. 1. Bd. 417 S.; 2. Bd. 463 S. — Ders., Ökologie als Wissenschaft von der Natur oder biologische Raumforschung. Bios. Bd. 7. 108 S. — GAUSE, G. F., Ecology of population. Quart. Rev. Biol. **7** (1932) 27-46. — Ders., Experimentelle Untersuchungen über die Konkurrenz zwischen *Paramecium caudatum* und *Paramecium aurelia*. Arch. Protistenkde **84** (1935) 207-223. — GAUSE, G. F., SMARAGDOVA, N. P. u. WITT, A. A., Further studies of interaction between predators and prey. J. anim. Ecol. **5** (1936) 1-18. — GERSDORF, E., Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft. Zool. Jb. (Syst.) **70** (1937) 17-86. — GÖSSWALD, K., Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. Z. wiss. Zool. **142** (1932) 1-156. — HANDSCHIN, E., Sukzessionen und Adventivformen im Tierreich. Festschr. z. Feier d. 60. Geburtstages von Fr. ZSCHOKKE. Nr. 9 (1920) 22 S. 1920. — HARNISCH, O., Die Biologie der Moore. Die Binnengewässer. Herausgeg. von A. THIENEMANN. Bd. 7 (1929) 146 S. — HEDICKE, H., Naturschutz und Naturforschung. Naturdenkmalpflege und Naturschutz in Berlin und Brandenburg. Heft 30 (1936) 237-243. — HEIDENREICH, E., Untersuchungen an parasitischen Ciliaten aus Anneliden. Arch. Protistenkde **84** (1935) 315-414. — HELLMICH, W., Tiere der Alpen. München 1936. 126 S. — HERING, M., Die Blattminen Mittel- und Nordeuropas, einschließlich Englands. Neubrandenburg 1935/37. 631 S. — HESSE, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924. 613 S. — Ders., Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele. Naturwiss. **15** (1927) 943-946. — HEYMONS, R., Der Einfluß der Regenwürmer auf Beschaffenheit und Ertragsfähigkeit des Bodens. Z. Pflanzenernährg u. Düngg (A) Wissenschaftl. Teil **2** (1923) 98-129. — HOLDHAUS, K.,



Über die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. 1. Congr. Intern. d'Entom. Bruxelles 2 (1911) 322-344. — Ders., Die europäische Höhlenfauna in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Zoogeogr. 1 (1932) 1-53. — JÄGER, G., Deutschlands Tierwelt nach ihren Standorten eingeteilt. Stuttgart 1874. 2 Bde. 400 u. 357 S. — JANISCH, E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Abh. Theorie Org. Entw. Heft 2, 1927. 383 S. — KALTENBACH, J. H., Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart 1874. 848 S. — KLEINE, R., Die Borkenkäfer (Ipidae) und ihre Standpflanzen. Z. angew. Entom. 21 (1935) 123-181 u. 597-646. — KOCH, R., Bestimmungstabellen der Insekten an Fichte und Tanne nach den Fraßbeschädigungen. Berlin 1928. 145 S. — KOZHANTSHIKOW, I. W., Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. II. Z. angew. Entom. 20 (1934) 590-610. — Ders., Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. V. Ebenda 22 (1936) 452-462. — KROGERUS, R., Über die Ökologie und die Verbreitung der Arthropoden der Trieb sandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta Zool. Fenn. 12 (1932) 1-308. — KRUMBIEGL, I., Morphologische Untersuchungen über Rassenbildung; ein Beitrag zum Problem der Artbildung und der geographischen Variation. Zool. Jb. (Syst.) 68 (1936) 105-178. — Ders., Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Ebenda 63 (1932) 183-280. — KÜHNELT, W., Kleinklima und Landtierwelt. Zoogeogr. 1 (1933) 566-572. — KUNTZE, H. A., Die Zikaden Mecklenburgs; eine faunistisch-ökologische Untersuchung. Arch. Naturgesch. (N.F.) 6 (1937) 299-388. — KUNTZE, R., Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die xerotherme Fauna in Podolien, Brandenburg, Österreich und der Schweiz. Z. Morphol. Ökol. 21 (1931) 629-690. — LAUTERBORN, R., Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstromes. S.-B. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-nat. Kl., Abt. B 1916, 1-61; 1917, 1-70; 1918, 1-87. — LUNDBECK, J., Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. — Arch. Hydrobiol. Suppl.-Bd. 7 (1926) 1-473. — MARTINI, E., Konvergenzen und Korrelationen im engen systematischen Raum. Zool. Anz. 93 (1931) 239-262. — MÜNCHBERG, P., Die Beutetiere von *Drosera rotundifolia* L. auf einem grenzmärkischen Zwischenmoor. Beih. Bot. Zbl. (Abt. A) 57 (1937) 9-20. — PARK, TH., Studies in population physiology: the relation of numbers to initial population growth in the flour beetle, *Tribolium confusum* Duval. Ecol. 13 (1932) 172-181. — PEARL, R., The biology of population growth. New York. 1925. 260 S. — Ders., The growth of population. Quart. Rev. Biol. 2 (1927) 532. — PEUS, FR., Die Tierwelt der Moore. Handb. der Moorkunde. Bd. 3. 1932. 277 S. — REINIG, W. F., Elimination und Selektion. Jena 1938. 146 S. — RENSCH, B., Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. Arch. Naturgesch. (N. F.) 5 (1936) 317-363. — RESWOY, P. D., Zur Definition des Biozönosebegriffes. Russ. Hydrobiol. Z. 3 (1924) 204. — ROSS, H. u. HEDICKE, H., Die Pflanzengallen Mittel- und Nordeuropas. 2. Aufl. Jena 1927. 348 S. — SCHIMITSCHEK, E., Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiete von Lunz. I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität der Insekten. Z. angew. Entom. 18 (1931) 460-491. — Ders., Einfluß der Umwelt auf die Dichte der Milben und Collembolen im Boden. Ebenda 24 (1937) 216-247. — SCHÜTZE, K. TH., Die Biologie der Kleinschmetterlinge unter besonderer Berücksichtigung ihrer Nährpflanzen und Erscheinungszeiten. Frankfurt a. M. 1931. 235 S. — SHELFORT, V., Ecological Succession IV. u. V. Biol. Bull. 23 (1912) 59-99 u. 331-370. — Ders., Animal communities in temperate America. Bull. Geogr. Soc. Chicago Nr. 5, 1913. 362 S. — SPANDL, H., Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. Speläolog. Monogr. Bd. 11. Wien 1926. 235 S. — STAMMER, H. J., Die Nematoden als Kommensalen und Parasiten der Insekten. Verh. dtsh. Zool. Ges. 1934, 195-206. — Ders., Ein biologisches Arbeitslager, sein Zweck und Ziel. Ebenda 1937, 298-302. — STELLWAG, F., Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin 1928. 884 S. — THIENEMANN, A., Grundsätze für die faunistische Erforschung der Heimat. Bd. 4. Nordelbingen 1925. S. 210 bis 224. — Ders., Die Binnengewässer Mitteleuropas. Binnengewässer. Bd. 1. 1925. 255 S. — Ders., Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. dtsh. Zool. Ges. Kiel 1926, 29-79. — TITSCHACK, E., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Massenzucht auf das Einzeltier. Z. angew. Entom. 23 (1937) 1-64. — UEXKÜLL, J. v., Umwelt und Innenwelt der Tiere. 2. Aufl. Berlin 1921. 224 S. — ULRICH, A. TH., Die Makrofauna der Waldstreu. Mitt. Forstwirtschaft. u. Forstwissenschaft. 4 (1933) 283-323. — VIETINGHOFF-RIESCH, A. v., Prinzipielles zur Frage



der Schädlingsbekämpfung durch Vögel, besonders in forstlicher Beziehung. Verh. Ges. angew. Entom. 5. Mitgliederversamml. Hamburg 1925, 40-47. — VOLZ, P., Untersuchungen über Mikroschichtung der Fauna von Waldböden. Zool. Jb. (Syst.) 66 (1934) 135-210. — WEBER, H., Biologie der Hemipteren. Biol. Studienbücher. Bd. 11. Berlin 1930. S. 530. — Ders., Lebensweise und Umweltsbeziehungen von *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera-Aleurodina). Z. Morphol. Ökol. 23 (1931) 575-753. — WOLF, B., Animalium Cavernarum Catalogus Pars 1-13. Berlin-s'Gravenhage. 1934/37. — WOLFF, G., Zur Frage der »fremddienlichen Zweckmäßigkeit«. Arch. Entw. Mech. 111 (1927) 434-452. — Erziehung und Unterricht an der höheren Schule. Berlin: Weidmanns Verlagsbuchhandlung 1938. 265 S.

### 13. Herr Dr. RUDOLF H. FRITSCH (Würzburg):

## Das »Bauen« des *Octopus* und andere Beobachtungen an Cephalopoden.

(Mit 3 Abbildungen.)

Die Beobachtungen, über die ich hier berichten will, wurden im Laufe des italienischen Studienjahres 1936/37 auf einer Freistelle des Deutschen Akademischen Austauschdienstes in Neapel an der dortigen Zoologischen Station ausgeführt. Da ich hauptsächlich mit einer Arbeit über Blutgerinnung beschäftigt war, konnte ich nur geringere Zeit auf die mitgeteilten Beobachtungen verwenden, so daß die Ergebnisse vielfach lückenhaft blieben, aber ich habe die Absicht, die angeschnittenen Fragen weiter zu bearbeiten. Im Zeitraum zwischen 29. 1 und 4. 8. 1937 hielt ich im ganzen 20 Tiere der Art *Octopus vulgaris* einzeln in Seewasserbecken verschiedener Größe.

Ursprünglich bestand die Absicht, Dressur auf Formen an ihnen zu versuchen. Einer Anregung Herrn Prof. v. BUDDENBROCKS folgend, wurde versucht, *Octopus* auf Quadrate verschiedener Größe zu dressieren. MARIE GOLDSMITH [5] brachte schon vor längerer Zeit den Hinweis, daß der *Octopus* von zwei ihm vorgelegten Quadraten das größere bevorzugt, wobei sich unter den von ihr durchprobierten Fällen Seitenlängen der Quadrate von 3 und 6 cm als für das Tier am besten unterscheidbar herausstellten. Leider starb der einzige von mir in dieser Richtung untersuchte *Octopus* bald an einer Verletzung, die er sich bei einem Fluchtversuch zuzog, so daß nichts Endgültiges dem Bekannten zugefügt werden konnte.

Eine der auffälligsten Lebensäußerungen des *Octopus vulgaris* ist das sogenannte Bauen. Die Beobachter dieser Erscheinung, wie KOLLMANN [8], COWDRY [3], POLIMANTI [9] und HEMPEL-

MANN [7] bezeichnen damit das Herbeischaffen von Steinen durch den Kraken an einen bestimmten Platz, wo er sich dann inmitten eines von ihm aufgetürmten Walles niederläßt. Gegensätzlicher Meinung ist BIERENS DE HAAN [1]: Er hält die Anhäufung von Steinen durch *Octopus* nur für die Folge eines thigmotaktischen Bedürfnisses. Ohne auf diesen Streit zunächst weiter einzugehen, will ich nur die Tatsachen berichten, die ich neu zu dieser Frage gefunden zu haben glaube. Es zeigte sich, daß der Sättigungsgrad des *Octopus* Einfluß auf seinen Bautrieb hat, und daß ein gewisser tageszeitlicher Rhythmus bestehen dürfte, wie wir ihn nachher bei *Sepia* noch deutlich erkennen werden. Der in Versuch genommene Krake erhielt gewöhnlich 18 Steine in Form einer dreieckigen Figur in sein Becken gelegt, aus denen er sich die zum

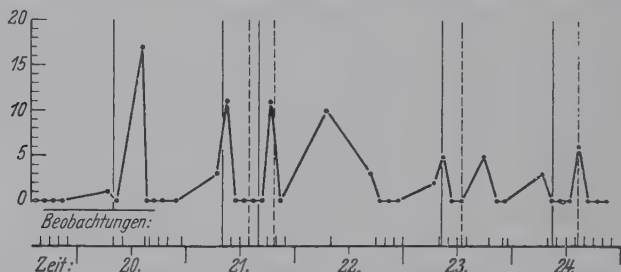


Abb. 1. Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Zahl verbauter Steine von der Sätttheit des *Octopus* (19) und der Tageszeit. 19.-24. Juli 1937. In der Senkrechten: Zahl der verbauten Steine; in der Waagerechten: Zeit; über der Zeitlinie: Angabe der Beobachtungen; darunter: Mittag (kurze Senkrechte) und Mitternacht (lange Senkrechte). Die Kurve schneidende durchgezogene Linie = Fütterung; punktierte Linie = Ablage der Reste.

Bauen bevorzugten herausuchte. Alle zwei Stunden wurde nachgesehen, ob und wie viele Steine das Tier verbaut hatte, und ihm dann die Steine unter möglichster Vermeidung von Beunruhigung weggenommen und wieder in der Mitte des Aquarienbodens angeordnet.

Das Ergebnis einer solchen Auszählung zeigt Abb. 1.

Wir sehen, wie die Zahl der verbauten Steine nach jeder Fütterung ansteigt, bzw. überhaupt nur nach der Fütterung gebaut wird; ferner wird deutlich, daß in der ersten Hälfte der Nacht keine Steine gesammelt wurden, nach Mitternacht aber mit dem Bauen begonnen wurde, denn morgens sitzt der Krake jedesmal in einem, wenn auch häufig dürftigen Nest. Nach zweimaliger Fütterung am 21. 7. werden jeweils 11 Steine zusammengetragen, abends um 22 Uhr jedoch ist keine Veränderung in der Anordnung der bereitliegenden Steine zu bemerken, aber am Morgen des 22.

sitzt der *Octopus* in einem Wall aus 10 Steinen. Man kann diese Erscheinung als ein durch noch bestehende Sättigung unterstütztes Tageszeitenbauen betrachten. Abends um 18 Uhr hat er dann nochmal 3 Steine in eine Ecke getragen, richtet dann aber das immer wieder zerstörte Nest nicht wieder her, sondern bleibt bis Mitternacht frei; am nächsten Morgen um 8 Uhr werden nur noch 2 Steine zusammengetragen gefunden. Neuer Hunger macht sich bemerkbar.

Da im Freien und auch in der Gefangenschaft, sofern ihnen Futter unbeschränkt zur Verfügung steht, die Kraken ihre Beutezüge hauptsächlich nachts unternehmen, dürfte unter für sie normalen Lebensumständen die Zeit der Sättigung und des tagesperiodischen Bauens zusammenfallen. Wie GIERBERG [4] uns lehrte, ist der Zustand der Sättigkeit beim *Octopus* im Zentralnervensystem begründet, während ein dem satten *Octopus* abgetrennter Arm auf eigene Faust weiterhin chemischen Futterreizen folgt; vielleicht läßt sich hierin ein Hinweis erblicken, daß auch der Baustrieb zentralnervös gelagert ist.

Bei Betrachtung der Baustoffe kann man feststellen, daß bestimmte Steingrößen bevorzugt werden. Am häufigsten werden Steine mittlerer Ausmaße verwandt, wobei, wie zu erwarten war, dieses beliebte Mittelmaß mit der zunehmenden Größe des beobachteten *Octopus* wächst.

Auf der zweiten graphischen Darstellung (S. 122) sind in der Waagerechten die größten Durchmesser der zum Bau verwandten Steine in Zentimeter und auf der Senkrechten die Häufigkeit der Benutzung einzelner Steingrößen in Prozent abgetragen. Die dargestellten Werte ergaben sich aus etwa 50 Auszählungen in 100 Stunden, wobei dem Kraken, wie vorhin erklärt, auch jedesmal die Steine wieder weggenommen wurden, sodaß er ein neues Nest errichten mußte. Die Steine wurden gewogen, so daß jeder Größenordnung auch eine bestimmte Gewichtsklasse zukam. Die Gewichte lagen zwischen 0,5 und 3000 g.

Daß es sich bei der Auswahl der Steine wirklich um eine Wahl handelt, geht daraus hervor, daß der *Octopus* sehr wohl imstande ist, kleinste Flächen, wie halbzentimeterdicke Bleirohre oder die Beine einer Krabbe zu erfassen, während ein 12 cm von der Stirn bis zum Hinterende (Körperlänge) messender Krake noch einen 1854 g schweren Stein, der ihm allein in seinen Behälter gelegt wurde, etwa 20 cm weit verschob, um sich von vorn damit zu decken. Die Bevorzugung und Auswahl der mittleren Größen läßt

also auf ein gewisses Form- oder Gewichtsunterscheidungsvermögen schließen, die obere Grenze überhaupt dürfte wohl durch das Gewicht der Steine, die untere rein sinnesphysiologisch abgesteckt sein. Um das Gewicht auszuschalten, müßte man mit künstlichen Steinen verschiedener Größen bei gleichem Gewicht arbeiten, wie ich es gelegentlich noch hoffe durchführen zu können.

Es fragt sich nun, ob das Nest einen bestimmten Plan hat. Wie schon BIERENS DE HAAN [1] betont, ist davon an der Gesamt-

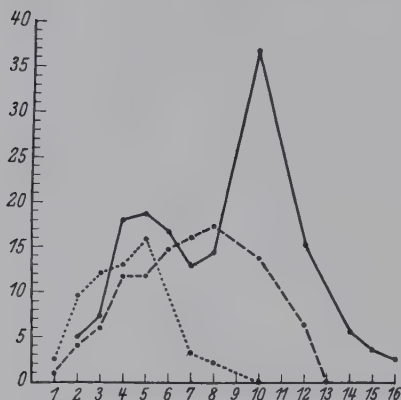


Abb. 2. Abhängigkeit der Größe zum Bau gewählter Steine von der Größe des sie verwendenden Kraken.

Senkrechte = Wahlhäufigkeit in Prozent; Waagerechte = Größe Durchmesser der Steine in cm; Punktierter Kurve = *Octopus* 15 und 20 von 4,5 und 4 cm Körperlänge; Gestrichelte Kurve = *Octopus* 18 von ca. 9 cm Länge; Ausgezogene Kurve = *Octopus* 19 von ca. 12 cm Länge.

länge. Ein Stein aus der Vielzahl des um den *Octopus* aufgehäuften Walles scheint aber doch eine Sonderstellung einzunehmen und gewissermaßen die Urzelle jeden *Octopus*-Nestes darzustellen: Wird einem Kraken nur ein einziger Stein zur Verfügung gestellt, so bedient er sich seiner in einer stets gleichbleibenden Weise; er hält den Stein mit den Basalsaugnapfen sämtlicher Arme mitten vor den Mund, wobei die Größe des Steines keine Rolle spielt. Aber auch das inmitten eines großen Walles aus zahlreichen Steinen sitzende Tier hält in den allermeisten Fällen einen bestimmten Stein, gewöhnlich mittlerer Größe, in der eben beschriebenen Weise vor sich. Zuweilen wird dieser »Mundstein« sogar frei hochgehalten, so daß er den übrigen Steinwall oder den Boden nicht berührt. Besonders an kleinen Tieren von etwa 2 cm Körperlänge lassen sich in dieser Richtung Beobachtungen machen. Reizt man ein solches mit

aufhäufung von Steinen um den *Octopus* für uns nichts zu merken; wenn er allerdings als Beispieleiner echten Nestkonstruktion auf das Vogelnest verweist, so ließen sich dagegen die Steinester mancher Wüstenlerchen (GROEBBELS [6]) anführen, die ebensowenig »Konstruktion« wie das *Octopus*-Nest auf weisen, oder die Winterschlafnester mancher Säuger, wie z. B. des Hamsters, in denen wohl Material zusammengetragen, nicht aber eigentlich »gebaut« wird. Auch beim *Octopus* scheint das Auffälligste das Herbeischaffen der Steine über Entfernungen von etwa Meter-



einem Stein vor und halb über sich dasitzendes Tier mit einem Glasstab, so wendet es nicht nur, wie bekannt, den Trichterstrom gegen den Angriff, sondern dreht auch den vorgehaltenen Stein nach der Richtung des Stabes hin. Bei fortgesetzter Reizung kriecht der *Octopus* den Stein immer festhaltend, rückwärts weg, und in einem Falle schwamm ein kleiner Krake sogar zwei Trichterstöße weit mit dem Stein an seinen Armen, ehe er ihn zu Boden fallen ließ. Das Abdecken gegen Berührungen wird auch durch Verschieben der festgehaltenen Fremdkörper auf die gereizten Saugnäpfe erreicht, die zuerst nach dem Glasstab greifen, dann aber von den benachbarten Saugnäpfen die Deckstücke übernehmen und so weitere Berührung unmöglich machen.

Über die Transportarten der Steine hat schon KOLLMANN [8] ausführlicher berichtet; sie ähnelt im ganzen dem Beutefang und dem Wegtragen der gefangenen Krabben. Besonders augenscheinlich wird diese Übereinstimmung bei Überfällen, die Kraken auf eben in ihr Becken gelegte Steine unternehmen, die sie dann ebenso blitzschnell erfassen und wegtragen, wie sie es mit Futtertieren tun, um sie aber anschließend in einer Ecke, oder auch an der Wand anzuhäufen. Auch der von POLIMANTI [9] beschriebene »Kollektivismus« zeigt sich hierbei, d. h. es werden mehrere Steine auf einmal gesammelt und dann zusammen weggetragen, wie es POLIMANTI [9] beim Fangen von *Carcinus* sah. So ergriff der 9,5 cm lange *Octopus* 16 einmal 8 Steine von zusammen rund 220 g Gewicht, oder bei anderer Gelegenheit 5 Steine, die etwa 350 g wogen, um sie zugleich wegzuschleppen. Dabei ist es wahrscheinlich, daß der erste Teil des Angriffes einem Fangsprung entspricht und sich vielleicht erst am Ruheort herausstellt, daß der ergriffene Gegenstand ungenießbar und daher nur zum Verbauen geeignet ist. Einmal vertrieb ich den mittelgroßen Kraken Nr. 18, der auf einem Stein von 8 cm Durchmesser saß, mit einer großen Holzzange, woraufhin das Tier den 245 g schweren Stein vom Boden abhob und dann gewissermaßen hochbeinig auf den Armenden mit seiner Last davonging. Schwerere Steine werden mit den Armen nachgeschleppt, während der *Octopus* mit dem Hinterende vorangeht; in dieser Weise beförderte z. B. derselbe *Octopus* einen 562 g wiegenden Stein mit einem Maximaldurchmesser von 12 cm. Kraken von 12 cm Körperlänge bewegen so noch Steine von 16 cm größtem Durchmesser und über 2 kg Gewicht.

Streng unterschieden werden von *Octopus* Futterabfälle, wie z. B. leergefressene Krabbenpanzer, von anderen Gegenständen

seiner Umgebung, wofür wohl in erster Linie der chemische Sinn verantwortlich zu machen ist, der auch hindert, daß längere Zeit zuvor gestorbene Krabben angenommen werden, während abgekochte tote Krabben ohne weiteres ergriffen und gefressen werden. Alle Beobachter sahen die Kraken ihre Futterreste und Faeces an einem gewöhnlich eng umgrenzten Ort in einiger Entfernung von der Hauptwohnung anhäufen. Hält man aber die Tiere ohne oder mit sehr wenigen, kleinen, zur Bedeckung unzureichenden Steinen in einer möglichst eckenlosen, d. h. rundlichen Schale, so tritt eine Umstimmung gegenüber den Abfällen auf. Die erst wenige Tage zuvor leergefressenen Krabbenpanzer werden nicht nur nicht entfernt, sondern allein oder in Verbindung mit Steinen zum Bau eines Walles benutzt oder auch mit den Armen festgehalten.

Erhält ein *Octopus* gar keine Baustoffe irgenwelcher Art, und werden auch die Abfälle seiner Mahlzeiten immer sogleich entfernt, so bezieht er eine Ecke seines Behälters als Schlupfwinkel, indem er seinen Hinterleib in die Ecke drückt und die Arme mit nach außen gekehrten Saugnäpfen neben sich legt, wobei die Armspitzen gewöhnlich hinter und unter dem Tier an der Wand angesaugt sind. Die Veranlassung zu diesem Betragen könnte allein in dem von BIERENS DE HAAN [1] in erster Linie betonten thigmotaktischen Bedürfnis zu suchen sein, aber es zeigt sich, daß auch optische Eindrücke beim Aussuchen eines Versteckes eine Rolle spielen, obwohl für den *Octopus* in Freiheit, wo es kaum Glasgegenstände im Meere gibt, Gesichts- und Tasteindrücke gewöhnlich zum gleichen Ziele führen werden, so daß eine Zurückdrängung der ersten nicht ins Gewicht fällt. An mehreren Octopoden, die ich in Gestellaquarien hielt, konnte ich feststellen, daß sie sich nicht in eine der Ecken setzten, sondern von der Wand nahezu frei vor einer an der Längsseite herunterlaufenden Metalleiste Platz nahmen, von der sie im Rücken optisch gedeckt waren, zuweilen saßen sie auch ruhend neben dem Ausflußrohr, das mit einem Bleimantel geschützt war. Wurde dann das gesamte Becken außen mit Papier verklebt, so zog der Insasse sogleich in eine Ecke. Es hat also durchaus den Anschein, daß erst das Zusammenfallen von Thigmotaxis und optischem Eindruck die gewissermaßen ideale Ecke darstellt.

Mehrere kleine Kraken wurden in Glasglocken und halbkugeligen Porzellanschalen gehalten, in denen sie keine Winkel finden konnten. In diesen Behältern suchten die Tiere den Winkel

zwischen Wand und Wasseroberfläche auf, d. h. sie benahmen sich gegenüber der Luft-Wassergrenze wie an einer festen Wand. Mit dem Kopf nach oben saßen sie dicht unter dem Wasserspiegel und kehrten die ersten großen Saugnäpfe der beiden Vorderarme gegen die Luft. Frisch eingesetzte *Octopus* fanden schon nach 5 Minuten Umhergehen diesen Winkel und nahmen mit gegen die Wasseroberfläche gekehrter Mundfläche darin Platz. Auch hier konnte man optische Einflüsse bei der Platzwahl beobachten, denn meist saßen die Tiere an einer Stelle, über der das Abflußrohr, das jedoch frei schwebend bis zur Mitte des Wasserspiegels geführt war, wegging, oder sie wurden durch ein auf dem Verschlußgitter liegendes Nummernschild gegen Sicht geschützt, während die berührte Wandfläche ringsum im Glase gleich war.

In der Dämmerung oder während der Nacht spritzen besonders große Octopoden häufig längere Zeit hindurch Wasser gegen das Deckgitter oder über die Aquarienwände. Eines Abends, als nur eine kleine Tischlampe den Raum schwach erhellte, beobachtete ich einen Kraken, der über 5 Minuten lang Wasser gegen das Deckgitter seines Behälters spritzte und dann an den so befeuchteten Gitterstellen herumhangelte. Wie Herr Prof. DOHRN mir mündlich mitteilte, sah er im Freien *Octopus*, welche Krabben aus dem Meere steigend über den felsigen Uferhang hin verfolgten. Es wäre denkbar, daß durch Bespritzen des Ufers vor dem Aussteigen dem *Octopus* die Fortbewegung an Land erleichtert wird. Auch ein Zurückschwimmen der über Land fliehenden Krabbe wäre vielleicht erreichbar. Für das Letzte spricht eine Beobachtung, die ich an einem handzahmen *Octopus* machte; er erhielt mehrere Krebse, »einer davon« sagt das Tagebuch, »der mit der Hand durch die Wasseroberfläche gereicht wird, entwischt, vom *Octopus* offensichtlich unbemerkt, am Grund des Beckens. Der *Octopus* greift in die Luft und erfaßt die Hand, die ihm jedoch entzogen wird. Er greift nun längere Zeit in der Luft herum, spritzt Wasser über den Beckenrand und betastet dann nach außen übergreifend die eben befeuchtete Stelle«.

Als Ergänzung zu dem anfangs erwähnten Befund, daß beim Bauen des *Octopus* auch die Tageszeit eine Rolle spielt, möchte ich noch auf eine graphische Darstellung verweisen (Abb. 3), in der für *Sepia officinalis* die Zeiten des Eingrabenseins und des freien Umherschwimmens durch längere Zeit eingetragen sind. Demnach ist das Eingraben der Sepien nicht nur eine Folge der Belichtung, sondern geschieht auch in der Dunkelkammer bei dauernder Dunkel-

heit oder auch bei dauernd gleichbleibender elektrischer Beleuchtung, und zwar während des Tages, in den Nachtstunden schwimmen die Sepien in der Dunkelkammer in überwiegender Mehrzahl umher, und zwar auch bei Dauerlicht. Die Zahl der vergrabenen Sepien während der Nacht, bzw. schwimmenden Sepien während des Tages ist nur bei Dauerlicht, bzw. Dauerdunkelheit etwas erhöht. Plötzliches Licht wirkt natürlich in allen Fällen als Reiz zum sofortigen Eingraben.

Es besteht also ein klarer tageszeitlicher Rhythmus im Verhalten der Tintenfische. Um dessen Erbllichkeit zu untersuchen,

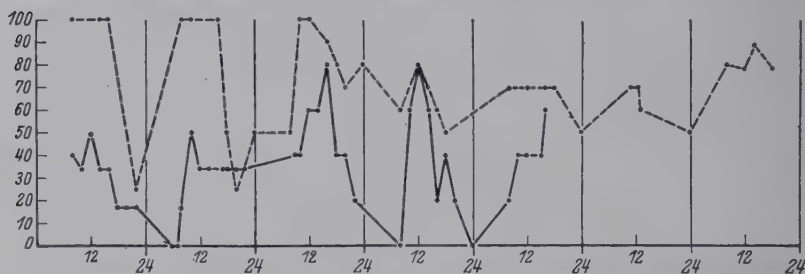


Abb. 3. Tageszeitlicher Rhythmus bei *Sepia officinalis* im Eingraben oder freien Schwimmen. In der Senkrechten: Prozentzahlen eingegrabener Sepien (Beobachtung von 4-10 Tieren); Waagerechte = Zeit. Die Dunkelwerte (ausgezogene Kurve) wurden 16./20. 2. 1937, die Hellwerte (gestrichelte Kurve) 23. 2./1. 3. 1937 aufgenommen. Die Temperatur des Wassers im Aquarium stieg 17. 2./2. 3. 1937 gleichmäßig von 13 auf 16° C, wirkte sich aber nicht aus.

zog ich von dauernd im Licht gewesenen Sepien Junge, die aber leider wegen allzuhoher Temperaturen des Aquarienwassers starben, ehe sie das zum Eingraben nötige Alter erreicht hatten.

Wir sehen, wie auf dem Gebiet der Cephalopoden sinnesphysiologische und allgemein biologische Fragen häufig noch nicht restlos gelöst an der Oberfläche liegen.

Schrifttum.

1. BIERENS DE HAAN, J. A., Versuche über den Farbensinn und das psychische Leben von *Octopus vulgaris*. Z. vergl. Physiol. **4** (1926). — 2. BUYTENDIJK, F. J. J., Das Verhalten von *Octopus* nach teilweiser Zerstörung des Gehirns. Arch. Neerl. Physiol. **18** (1933). — 3. COWDREY (angeführt nach BUYTENDIJK), Univ. Toronto Stud., Biol. Ser. **10** (1911). — 4. GIERSBERG, H., Über den chemischen Sinn von *Octopus vulgaris*. Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — 5. GOLDSMITH, MARIE, Quelques reactions du Poulpe. Bull. Inst. gén. psychol. **17** (1917). — 6. GROEBELS, F., Der Vogel. II. 1937. — 7. HEMPELMANN, F., Tierpsychologie. Leipzig 1926. — 8. KOLLMANN, Die Cephalopoden in der Zoologischen Station des Dr. DOHRN. Z. wiss. Zool. **26** (1876). — 9. POLIMANTI, OSV., Activité et repos chez les animaux marins. Bull. Inst. gén. psychol. **11** (1911).



14. Herr Dozent Dr. OTTO PFLUGFELDER (Jena):

## Farbveränderungen und Gewebseentartungen nach Nervendurchschneidung und Exstirpation der Corpora allata von *Dixippus morosus* Br.

(Aus dem Zoologischen Institut Jena.)

(Mit 10 Abbildungen.)

### I. Farbveränderung nach Durchschneidung der Nerven der Corpora allata.

Durch die Untersuchungen von GIERSEBERG (1928) wurde nachgewiesen, daß der Farbwechsel von *Dixippus* inkretorisch bedingt ist. Es gelang aber bis jetzt nicht, den Ort der Hormonbildung klarzustellen. GIERSEBERG vermutete allerdings bereits, daß eine Beziehung zwischen dem Farbwechsel und der Inkretion der Corpora allata bestehe. Wurden die Labrofrontalnerven durchschnitten, so trat bei den Versuchstieren maximale Helligkeit auf, der Farbwechsel aber blieb aus. Wurde das Ganglion frontale entfernt oder der Nervus recurrens durchschnitten, so verlief der Farbwechsel atypisch. GIERSEBERG folgert daraus, daß das Ganglion frontale das Erregungszentrum und die Corpora allata oder cardiaca die Stätten der Inkretbildung seien.

Gegen diese Auffassung wandte sich ATZLER, welche das Ergebnis von GIERSEBERG dadurch zu erklären versuchte, daß GIERSEBERG bei der Durchschneidung der Labrofrontalnerven das Tritocerebrum zugleich verletzt habe. Die Ausschaltung des sympathischen Nervensystems und die Exstirpation der Corpora allata hat nach ATZLER keinen Einfluß auf den Farbwechsel. Das nervöse Zentrum befindet sich nach ihrer Auffassung im Tritocerebrum.

In einer früheren Untersuchung ist es mir mittels spezifischer Färbemethoden gelungen, die Innervation der Corpora allata klarzustellen [PFLUGFELDER (1936/37 und 1937a)]. Es zeigte sich dabei, daß die Corpora nur indirekt mit dem unpaaren Teil des sympathischen Nervensystems in Verbindung stehen, daß sie vielmehr durch ein Nervenpaar des Protocerebrum versorgt werden. Durchschneidet man diese Nerven auf frühem Larvenstadium, so läßt sich in den meisten Fällen nach der auf die Operation folgenden Häutung und auch späterhin eine auffallende Farbveränderung feststellen, die nach GIERSEBERG als morphologischer Farbwechsel zu bezeichnen ist. Während die Färbung der normalen Tiere eintönig ist, lassen die Versuchstiere ganz ausgesprochene Zeichnungen auf dem Rücken erkennen (Abb. 1): Jeder Tergit des Abdomens trägt einen klarausgeprägten rhombenförmigen Fleck von gelbweißer Farbe. Entsprechend geformte Zeichnungen sind auch auf den Tergiten des Thorax festzustellen, nur daß sie hier bleifarben sind. Die Grundfarbe der Tiere ist silbergrau, vergleich-

bar der Farbe der Blätter des Ölbaums. Histologisch ist bei Lebenduntersuchungen ein starkes Überwiegen weißer Farbkörner in den Epidermiszellen festzustellen. Das Silbergrau der Körpergrundfarbe wird durch Mitwirkung grüner und brauner Farbkörner bedingt. In den rhombenförmigen Bezirken der Tergite des Abdomens sind nur weiße und ganz wenige verstreute braune und orangefarbene Körner festzustellen.

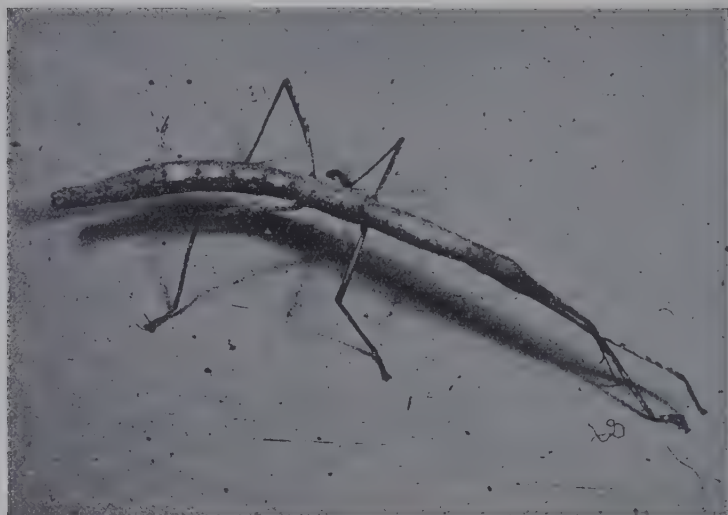


Abb. 1. Farbveränderung von *Dixippus* nach Durchschneidung der Nerven der Corpora allata. Beachte das Auftreten gelbweißer Rhomben auf den Tergiten. Schwarzweißwiedergabe einer Farbenphotographie.

Bei normalen Tieren tritt eine solche Farbveränderung nie auf, ebensowenig bei Tieren, deren Corpora allata extirpiert wurden. Man muß hieraus auf eine infolge der Nervendurchschneidung veränderte Inkretion der Corpora allata schließen. Histologisch läßt sich diese Inkretionsänderung allerdings in vielen Fällen nicht feststellen, bei einer großen Anzahl von Präparaten fand ich aber ganz ausgesprochene Gewebsveränderungen der Corpora allata nach Nervendurchschneidung, z. B. starke Vakuolen- und Interzellularenbildung der Wandungszellen, netzförmige statt geschichteter Beschaffenheit des Bläscheninhalts.

## II. Farbveränderung nach Reimplantation der Corpora allata.

Die enge Beziehung zwischen Inkretion der Corpora allata und Farbgebung wird auch durch folgende Tatsache bewiesen: Reim-

plantiert man die Corpora allata bei Tieren nach vorausgegangener Exstirpation dicht unter die Hypodermis, so färbt sich letztere in unmittelbarer Nähe des Implantats intensiv schwarz (Abb. 2). Dies ist durch eine starke Anreicherung von Melaninkörnern bedingt (Abb. 3). Bei Implantation von anderen Organteilen, z. B. auch der Corpora cardiaca ist das nie der Fall.



Abb. 2. Die Reimplantation der Corpora allata führt zu einer starken Melanisierung der Hypodermis in der unmittelbaren Umgebung des Reimplantats. Ri = Stelle des Reimplantats.

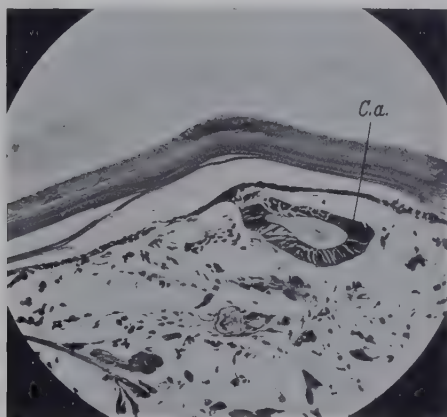


Abb. 3. Schnitt durch das Reimplantationsgebiet. C. a. = reimplantiertes Corpus allatum. Man beachte die starke Pigmentanhäufung in der darüberliegenden Hypodermis.

### III. Gewebsveränderungen nach Exstirpation der Corpora allata.

Die bei einer früheren Untersuchung gefundene eigenartige Degeneration des Fettkörpers [PFLUGFELDER (1937b)] nach Exstirpation der Corpora allata auf dem 1. oder 2. Larvenstadium veranlaßte mich, diesen Gewebsveränderungen in weiteren und umfangreicheren Versuchsreihen nachzugehen. Dabei ergaben sich außer der erwähnten Degeneration des Fettkörpers noch zahlreiche andere Gewebsentartungen. Letztere haben nicht nur pathologisches Interesse, sondern sie gewähren zugleich Einblick

in die Funktion der Corpora allata. Bei diesen Gewebsveränderungen lassen sich zwanglos zwei Gruppen unterscheiden: Gewebsdegenerationen und Gewebsneubildungen pathologischer Art.

### 1. Gewebsdegenerationen.

#### a) Degeneration des Fettkörpers.

Diese beginnt damit, daß im Plasma alkoholunlösliche, zähflüssige Einschlüsse entstehen, welche sich mit Osmiumsäure nicht schwärzen. Man muß daraus auf einen krankhaften Fettstoffwechsel schließen. Da ein solcher nur nach Wegnahme der Corpora allata auftritt, muß man annehmen, daß das Fehlen der durch diese Organe gebildeten Inkrete die Ursache für die Fettkörperdegeneration ist. Die degenerierenden Fettzellen werden durch Lymphocyten cystenartig umhüllt [PFLUGFELDER (1937b)].

#### b) Muskeldegeneration.

Im Sarkoplasma einzelner Muskelbündel treten nach Wegnahme der Corpora allata kuglige Einschlüsse auf, die als Degenerationsprodukte aufzufassen sind. Sie liegen oft perlschnurartig hintereinander, können aber auch zu größeren Tropfen zusammenfließen. Im Gegensatz zu degenerierender Säugermuskulatur bleibt die Querstreifung sehr lange erhalten, dasselbe gilt für die Myofibrillen. Letztere bilden selbst noch bei hochgradiger Degeneration mit den Telophragmen ein lockeres Netzwerk. Später treten an der Oberfläche des degenerierenden Muskelbündels Phagocyten in großer Zahl auf. Sie dringen schließlich auch in die Muskelsubstanz selbst ein, um diese vollends zu zerstören. Im Bereich des epithelialen Muskelansatzes der degenerierenden Muskelbündel kommt es sehr oft zu den bereits bei dem degenerierenden Fettkörper beschriebenen Cystenbildungen.

#### c) Zerstörung des Nervensystems.

Zu ähnlichen Degenerationserscheinungen wie beim Fettkörper kommt es auch bei den Zellen der mesodermalen Umhüllung des Nervensystems. Die infolge dieser Degeneration auftretenden Cysten zerstören zumeist die Konnektive des Bauchmarks vollkommen. Lähmungserscheinungen und schließlich der Tod sind die Folge davon. Auch im Bereich der Ganglien und des Gehirns können solche Zerstörungen auftreten.



d) Degeneration der MALPIGHISCHEN Gefäße.

Die Zellen der MALPIGHISCHEN Gefäße zeigen zunächst Schrumpfungen des Plasma. Bald darauf wird der Kern pyknotisch. Um die derartig veränderten Schläuche legen sich dann Lymphocyten und bilden eine Art Manschette (Abb. 4). Bald treten auch in den

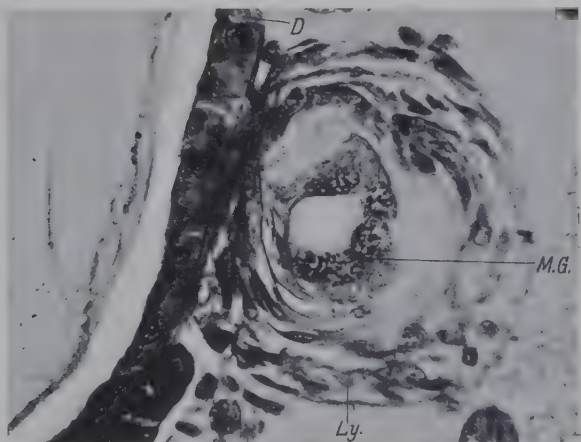


Abb. 4. Degenerierendes MALPIGHISCHES Gefäß (M.G.), durch Lymphocyten (Ly.) abgekapselt. D = Darm.

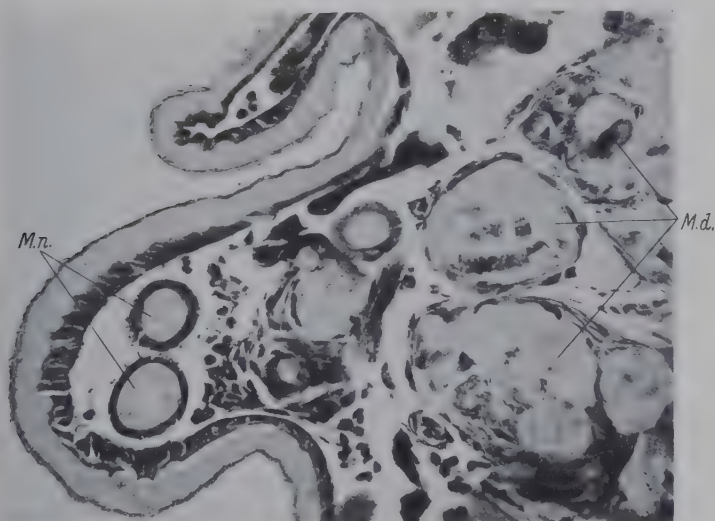


Abb. 5. MALPIGHISCHE Gefäße, infolge Exstirpation der Corpora allata weitgehend zerstört (M.d.) An ihrer Stelle riesige geschichtete Konkreme. In den noch normalen Gefäßen (M.w.) große ellipsoide Kristalle.

sich so bildenden Cysten Konkremeute auf, ähnlich wie bei den Cysten des degenerierten Fettkörpers (Abb. 5, *M. d.*) Im Zentrum dieser Konkremeute findet man auch noch auf späteren Degenerationsstadien stark vergrößerte Zellen der MALPIGHISCHEN Gefäße. Die wenigen noch funktionierenden Schläuche (*M. n.*) enthalten große ellipsoide Kristalle, vermutlich ein Zeichen für einen veränderten Exkretstoffwechsel.

An der Einmündung der degenerierenden MALPIGHISCHEN Schläuche in den Darm kommt es sehr oft zu Zellwucherungen. Es sind das amitotisch sich teilende Zellen der Regenerationsherde (Krypten) der angrenzenden Darmpartien. Dazwischen liegen zahlreiche Cysten, die auf eine gleichzeitig vorhandene Gewebsdegeneration schließen lassen.

## 2. Gewebswucherungen.

Es handelt sich bei den Wucherungen um Gewebsneubildungen an den verschiedensten Orten des Körpers aus recht verschiedenen Gewebsmaterial. Folgende Fälle lassen sich unterscheiden:

### a) Spindelzellsarkome<sup>1</sup>.

Bald nach der letzten Häutung der Versuchstiere findet man an manchen Körperstellen eine starke Vermehrung der Lymphocyten. An bestimmten Zentren sammeln sich diese Wanderzellen zu dichten Haufen an und beginnen zu wuchern. Der ganze Zellkomplex wird nach außen durch ein stark abgeplattetes Epithel abgegrenzt. Bei den übrigen Zellen der Wucherung kommt es meist zu keiner geweblichen Differenzierung. Sie behalten in der größeren Zahl der Fälle ihre spindlige Gestalt. So entsteht das Bild eines Spindelzellsarkoms (Abb. 6).

### b) Myome.

In ähnlichen Anhäufungen und Wucherungen von Histioeyten kann es zur Differenzierung von quergestreiften Muskelfasern kommen (Abb. 7 und 8). Solche Rhabdomyome sind bekanntlich in der Säugerpathologie sehr selten, bei *Dixippus* treten hingegen in solchen Wucherungen nie glatte Muskelfasern auf.

<sup>1</sup> Da bis jetzt Gewebswucherungen wirbelloser Tiere nur in geringer Zahl untersucht wurden, sollen vorläufig für die zu beschreibenden Geschwülste Bezeichnungen von Erscheinungen der menschlichen Pathologie Anwendung finden, welchen sie auf Grund des histologischen Bildes am nächsten kommen.

c) Epithelwucherungen mit Dermoidcysten  
(Abb. 9).

Wucherungen der Hypodermis sind außerordentlich selten, dagegen treten nicht selten an dem Epithel von Apodemen der Kopfreion Wucherungen auf. Die sich loslösenden Zellen ordnen sich cystenförmig an und scheiden eine chitinöse Masse ab. So kommt es zu ähnlichen Perlbildungen, wie ich sie früher [PFLUGFELDER (1935)] experimentell bei Rhynchoten erzeugen konnte.

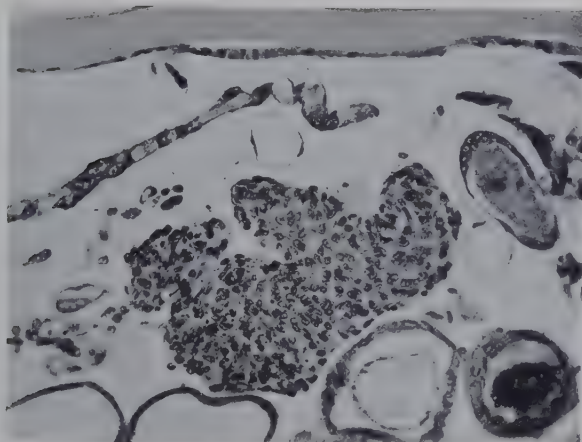


Abb. 6. Lymphocytenwucherung, einem Spindelzellsarkom vergleichbar.

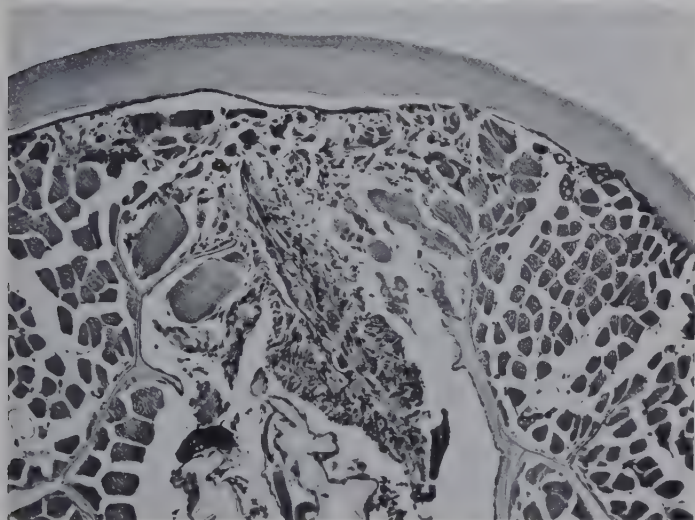


Abb. 7. Wucherung quergestreifter Muskelfaser (Rhabdomyom).

#### d) Wucherung der Corpora cardiaca.

Besonders sind es die osmophilen Zellen der Corpora cardiaca, welche oft recht umfangreiche Wucherungen bilden, während die Ganglienzellen absterben.

#### e) Wucherungen der Zellen der Eileiterwandung.

Diese Wucherungen erinnern an die bereits oben erwähnten Wucherungen an der Einmündung der MALPIGHISCHEN Gefäße in

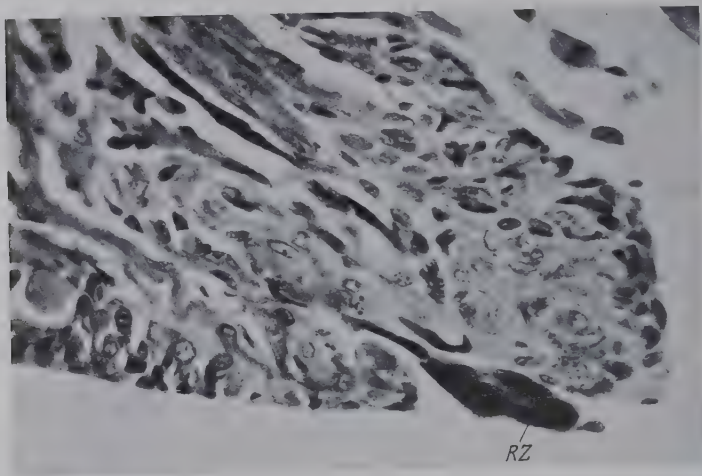


Abb. 8. Randpartie eines wuchernden Myoms mit Riesenzellen (RZ).

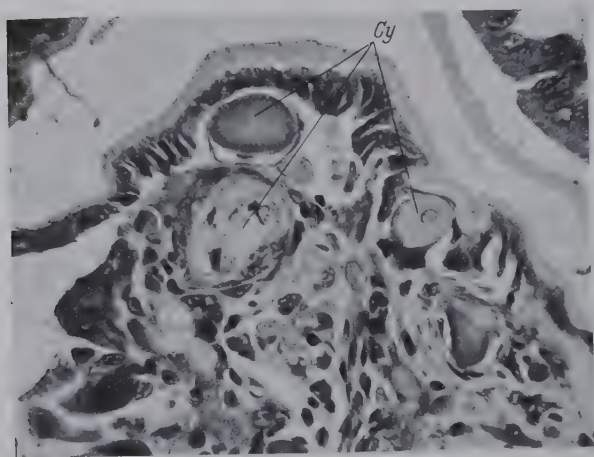


Abb. 9. Wucherndes Epithel (Epitheliom) eines Apodemus. Cy = Cysten mit konzentrisch geschichtetem chitinösem Inhalt.



den Darm. Es handelt sich um Amitosen, welche auch normalerweise im Eileiterepithel auftreten; nur ist bei den krankhaften Wucherungen die Durchschnürung der Kerne unvollständig. So kommt es zu sehr umfangreichen Gebilden, die an die »degenerative Kernteilung« krebsartiger Geschwülste erinnern (Abb. 10).

Die Frage, die hier am meisten interessiert, ist diejenige nach den Ursachen der beschriebenen verschiedenartigen Gewebsentartungen.



Abb. 10. Querschnitt durch den Eileiter mit Cystenbildungen (Cy) und Gewebswucherung (Wu).

Es müssen folgende Erklärungsmöglichkeiten in Betracht gezogen werden:

1. Es könnte sich um infektiöse Prozesse handeln. Das ist aber wenig wahrscheinlich, denn sonst müßten bei den zahlreichen durchgeführten Scheinoperationen und bei den Nervendurchschneidungen sowie bei den Reimplantationen gleichfalls solche Gewebsveränderungen festzustellen sein.

2. Da bei der Exstirpation der Corpora allata die Corpora cardiaca häufig mitverletzt werden, könnte die mangelnde Innervation des Dorsalgefäßes zu Zirkulationsstörungen führen, welche bei Säugetieren ja sehr oft für Gewebsveränderungen verantwortlich gemacht werden müssen. Diese Möglichkeit wird

dadurch ausgeschaltet, daß nach Wegnahme der Corpora cardiaca unter Belassung der Corpora allata die beschriebenen Gewebsveränderungen nicht auftreten. Weiterhin können die beschriebenen Erscheinungen durch Reimplantation der Corpora allata verhindert werden.

3. Manche Autoren betrachten den Häutungsvorgang als eine Art Entgiftung des Körpers. Da nach Wegnahme der Corpora allata maximal nur noch zwei Häutungen auftreten [PFLUGFELDER (1937a und b)], so könnte man annehmen, daß infolge des Ausbleibens weiterer Häutungen eine Vergiftung des Körpers erfolgt. Diese Annahme trifft indessen auch nicht zu, denn wenn man nach der letzten Häutung der Versuchstiere die Corpora allata reimplantiert, so gelingt es zwar nicht, die Zahl der Häutungen um mehr als eine zu erhöhen [PFLUGFELDER (1938b)], die beschriebenen Gewebsveränderungen aber bleiben aus. Andererseits können sich nach Nervendurchschneidung die Tiere zwar zur Imago entwickeln, infolge atypischer Sekretion kann es aber trotzdem zu schwersten Gewebsschäden kommen.

4. So bleibt als einzige Annahme nur diejenige, daß das von den Corpora allata gebildete Inkret den Stoffwechsel so regelt, daß normalerweise Gewebsentartungen nicht auftreten. Wir kommen somit auf Grund dieser Versuche zu demselben Ergebnis wie bei den früheren Untersuchungen [PFLUGFELDER (1936/37, 1937a und b, 1938a und b)], wonach die Corpora allata ein wichtiges stoffwechselregelndes Inkret bilden.

Von besonderem Interesse ist dabei die enge Beziehung zwischen innerer Sekretion und Gewebspathologie. Solche Beziehungen wurden auf dem Gebiet der menschlichen Pathologie schon mehrfach festgestellt. So sind z. B. Uterusmyome, Adenome der Prostata und manche Fibro-Adenome zweifellos inkretorisch bedingt. Bei Wirbellosen, speziell bei Insekten, wurden Tumoren zwar schon öfter beschrieben, ohne daß aber die Ursachen dafür hätten angegeben werden können. So hat BRUN (1926) im Gehirn einer Ameise einen Tumor gefunden. STARK (1918, 1928, 1937) hat die Genese von Tumoren bei *Drosophila* untersucht, welche genetisch bedingt sind. Sie entstehen aus dem wenig differenzierten Material der Imaginalscheiben. Ein direkter Vergleich mit den von mir experimentell erzeugten Geschwülsten kann nicht durchgeführt werden, da ja *Dixippus* keine Imaginalscheiben besitzt. Durch Extremitätenregeneration suchte ich etwas Ähnliches zu schaffen. Dabei ist es interessant, festzustellen, daß die Muskulatur der neu-

gebildeten Extremität aus denselben Histiocyten hervorgeht wie bei den oben beschriebenen Myomen. Diese Histiocyten haben eine große Ähnlichkeit mit den von mir bei der Regeneration von *Diopatra* entdeckten Regenerationszellen [PFLUGFELDER (1929)]. Zweifellos handelt es sich bei diesen Zellen ähnlich wie bei den Imaginalscheiben von *Drosophila* um wenig differenziertes Material; Gewebswucherungen konnte ich indessen im Bereich der Regenerate nach Exstirpation der Corpora allata nie feststellen, wohl aber Cystenbildungen.

### Schriftenverzeichnis.

ALVERDES, F., Über konzentrisch geschichtete Chitinkörper bei *Branchipus grubii*. Zool. Anz. **40** (1912). — ATZLER, M., Untersuchungen über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel von *Dixippus morosus*. Z. vergl. Physiol. **13** (1930). — BRUN, H., Ein Fall von Hirntumor bei der Ameise. Schweiz. Arch. Neurol. u. Psychiatrie **13** (1926). — GIERSEBERG, H., Über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*). Z. vergl. Physiol. **7** (1928). — PFLUGFELDER, O., Histogenetische und organogenetische Prozesse bei der Regeneration polychaeter Anneliden. Z. wiss. Zool. **133** (1929). — Ders., Experimentelle Erzeugung von Chitinperlen bei Insekten. Zool. Anz. **109** (1935). — Ders., Vergleichend-anatomische, experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Nervensystem der Rhynchoten. Zoologica **93** (1936/37). — Ders., Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora allata und cardiacia von *Dixippus morosus* Br. Z. wiss. Zool. **149** (1937a). — Ders., Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata der Insekten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1937** (1937b). — Ders., Untersuchungen über die histologischen Veränderungen und das Kernwachstum der Corpora allata von Termiten. Z. wiss. Zool. **150** (1938a). — Ders., Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata von *Dixippus morosus* Br. Z. wiss. Zool. **151** (1938b). — STARK, M. B., An hereditary tumor. J. exp. Zool. **26** (1918). — Dies., Amer. J. Cancer (1937).

15. Herr Dozent Dr. habil. WILLI KUHLE (Frankfurt a. M.):

### »Bewegungsvorgänge am Blaufelchenei«.

(Zeitrafferfilm).

Bereits im Jahre 1840 entdeckte RUSCONI am Ei des Hechtes merkwürdige Rotationsbewegungen, die zu einem Umherwälzen des Eies innerhalb seiner Hülle führten. Eigenartige Bewegungen des gesamten Fischeies oder Bewegungen an Teilen seiner Oberfläche wurden bis in die jüngste Zeit noch an einigen anderen Fischen festgestellt, z. B. beim Ei des Stichlings und des Hechtes, bei dem Cyprinodonten *Oryzias* und bei zwei brasilianischen Süßwasserfischen.

Die sehr verschiedenartigen Phänomene, die oft recht ungenau und unklar geschildert werden, lassen sich auf Grund

sämtlicher beobachteter Tatsachen in 3 Bewegungstypen zusammenfassen:

1. Rotationsbewegungen;
2. Oszillationsbewegungen und
3. Kontraktionsvorgänge im Dotter in der dünnen, diesen umhüllenden Protoplasmaschicht, ferner Kontraktionen in einzelnen Blastomeren.

Für diese recht bemerkenswerten Vorgänge am Fischei während der Entwicklung wurden verschiedene Ursachen in Anspruch genommen: Cilien, Schwerpunktsverlagerungen durch äußere Erschütterungen oder durch Änderung der Massenverteilung der Dotterkugel infolge der Entwicklungsvorgänge, kontraktile Eigenschaften des Dotters selbst, Protoplasmaabewegungen im Dottersyncytium oder Wasseraufnahme in den Keim und schließlich Bewegungen in den Blastomeren. Nur z. T. konnten diese Ursachen der Bewegungen am Fischkeim wirklich bewiesen oder durch direkte Beobachtung erhärtet werden.

Für die Salmoniden liegt nur eine negative Beobachtung von K. VOGT aus dem Jahre 1842 vor. Bei der Entwicklung von *Coregonus palaea* wurden nämlich niemals Rotationen festgestellt.

Daß bei den Felchen dennoch interessante Bewegungsvorgänge des gesamten Keimes während der discoidalen Furchung und auch während der späteren Entwicklung auftreten, konnten wir mit Hilfe des Zeitrafferfilmes zunächst bei *Coregonus whartmanni* einwandfrei nachweisen.

Das Ziel dieser Filmaufnahme im Kaiser-Wilhelm-Institut für Seenforschung Langenargen und in meiner wissenschaftlichen Film-Forschungsstelle am Zoologischen Institut Frankfurt a. M. war, die Verschiebungsvorgänge der Blastomere während der Furchung aufzuklären, eine Aufgabe, die durch die auftretenden Keimbewegungen empfindlich gestört wurde.

Die Gewichtsverteilung im Blaufelchenei ist derart, daß der animale Pol mit der Keimscheibe immer nach oben zeigt. An der Grenze zwischen Dotterkugel und plasmatischer Keimscheibe liegt ein Kranz von Ölkugeln. Da die Keimscheibe von oben gesehen völlig durchsichtig ist, und nur diese Ölkugeln sichtbar sind, ist eine Beobachtung von oben aussichtslos. Viel-



leicht wurden aus diesem Grunde auch die hier gezeigten Vorgänge bisher übersehen.

Es ist kaum möglich, durch Drehen des Eies einmal auch nur für kurze Zeit den Keim in die Seitenlage zu bekommen, so rasch erfolgt die Wiederaufrichtung. Es herrscht also eine Gleichgewichtslage, wie sie etwa im »Stehaufmännchen« gegeben ist. Wenn schon zu Beginn der Furchung die Gleichgewichtsverhältnisse recht komplizierte sind, so wird die Angelegenheit zur Zeit der hochaufgewölbten Keimscheibe — also etwa am 2. bis 3. Tag — noch viel verwickelter.

Es ließ sich feststellen, daß sich die Gewichtsverteilung im Ei offenbar ständig während der Entwicklung ändert.

Beim Blaufelchenei kommen weder echte Rotationsbewegungen noch subjektiv sichtbare Kontraktionswellen im Dotter vor.

Die hier mittels des Filmes zum Ausdruck kommenden Schwingungen des Gesamteies sind mit dem Auge allein überhaupt nicht sichtbar. Bestenfalls kann man beobachten, daß der Keim sich nach mehreren Minuten in einer anderen Lage zur Vertikalen befindet.

Beispiele: Ein 2 Tage alter Keim war zunächst 6 Minuten in Ruhe, führte dann 10 Schwingungen von durchschnittlich 4,5 Minuten Dauer aus, kam wieder zur Ruhe, um nach 1 Stunde und 25 Minuten erneut 11 Schwingungen von durchschnittlich 3 Minuten Dauer zu zeigen. Später fing er noch einmal von selbst zu schwingen an.

Ein anderer 2 Tage alter Keim führte 6 Schwingungen von durchschnittlich  $5\frac{1}{2}$  Minuten Dauer aus.

Außer sehr langsamen Schwingungen, die nur im Zeitrafferfilm nach Art der »Stehaufmännchen« in Erscheinung treten, wurden an 5 Tage alten Keimen noch 8 vertikale Schwingungen im Film enthüllt, die im Durchschnitt je 7 Minuten dauerten. Der Dotter wirkt im Laufbild wie ein federndes Polster für die Keimscheibe. Offenbar ist die Gesamtkonsistenz der Dotterkugel am 5. Tag wesentlich weicher geworden. Die Bewegungen von oben nach unten verlaufen unregelmäßiger und lösen vielleicht die anderen langsamen Schwingungen aus.

Auch noch an 8 Tage alten Keimen, mit bereits großem Embryo und mächtiger »Dotterblase«, die sich für das subjektiv beobachtende Auge in Ruhe befanden, und bei denen der

Embryo noch keine Muskelkontraktionen ausführte, wurden durch den Film starke Deformationen festgestellt.

Mit der Auswertungsapparatur konnte ermittelt werden, daß auf dieser Altersstufe sehr komplizierte Umformungen der Dotterkugel stattfinden, die im Durchschnitt etwa **17 Minuten** dauerten.

Die nur im Laufbild wie Pendelbewegungen aussehenden, in Wirklichkeit **sehr langsamen** Verlagerungen der Achse: Animaler-Vegetativer Pol werden **nicht** durch äußere mechanische Einflüsse — wie Erschütterungen usw. — bewirkt.

Herr Prof. CZERNI (Physikalisches Institut der Universität Frankfurt a. M.) hat berechnet, daß derartige langsame Schwingungen eines in Flüssigkeit in allseitig geschlossenem Gefäß liegenden Körpers, dessen Schwerpunkt relativ tief liegt, wegen der großen Dämpfung nie derartig langsam und häufig und mit annähernd gleichen Zeitintervallen infolge äußerer mechanischer Einflüsse zustande kommen können.

Es kommen demnach nur Faktoren für die Auslösung der langsamen Bewegungen in Betracht, die im Keim selbstgelegen sind, also Gewichtsverlagerungen, osmotische oder Stoffwechsel- und Exkretionsvorgänge usw. Diese zu ermitteln dürfte zunächst noch sehr schwierig sein.

Daß sehr langsame, oft rhythmische Kontraktionen, die mit starken Formänderungen einhergehen, an Keimen während der frühen Entwicklungsvorgänge stattfinden können, haben wir mit Hilfe des Zeitrafferfilmes am Trophoblast-Stadium des Säugetiereies (Maus) und während der spiraligen Furchung des Pulmonateneies feststellen können. Infolge der eigenartigen Gewichtsverteilung im Blaufelchenei werden bereits die geringfügigsten Veränderungen des Keimvolumens (Wasseraufnahme usw.) oder des Volumens der Dotterkugel oder die kleinsten Massenverlagerungen an der Oberfläche die Ursache zu den sehr langsamen Schwingungen geben können.

Bemerkungen zum Film. Bei normaler Vorführungsfrequenz zeigt der Film die geschilderten Vorgänge am Blaufelchenkeim in 450, bzw. 900facher Beschleunigung.

Die Kosten für die Filmaufnahmen und den Aufenthalt im Kaiser-Wilhelm-Institut für Seenforschung in Langenargen (Bodensee) trug in dankenswerter Weise die Hochschulabteilung der Reichsstelle für den Unterrichtsfilm (Berlin). Herr Dr. ELSTER, Langenargen, stellte ein Laboratorium seines Institutes für die Aufnahmen zur Verfügung.

16. Herr Dr. FR. KRÜGER (Münster i. W.):

## Neue Versuche über die Bedeutung des Haemoglobins im Blute des Regenwurmes.

(Mit 1 Abbildung.)

Im Blut und den Körpersäften einer Reihe von wirbellosen Tieren sehen wir Haemoglobin bei systematisch von einander unabhängigen Gruppen auftreten. Die Frage nach der Bedeutung des roten Blutfarbstoffes für seine Träger kann heute noch nicht als vollkommen geklärt angesehen werden.

Vor allem finden wir den Farbstoff bei Tieren, die unter respiratorisch ungünstigen Bedingungen leben, so z. B. bei einer Reihe von Würmern und Insektenlarven. Aus diesem Grunde betrachtet man das Hämoglobin dieser Tiere als Hilfsmittel, das ihnen die Ausnutzung geringer Sauerstoffkonzentrationen ermöglicht. Unter respiratorisch günstigen Bedingungen soll nach dieser Auffassung der Farbstoff unnötig und auch unwirksam sein.

Diese Ansicht schien auch gestützt zu werden durch Untersuchungen am Regenwurm von DOLK und VAN DER PAAUW. Sie verglichen die Atmung normaler Tiere bei abnehmender Sauerstoffspannung mit der Atmung solcher Tiere, bei denen durch die Wirkung von Kohlenoxyd die Funktion des Haemoglobins als Sauerstofftransportmittel ausgeschaltet war. Sie glaubten tatsächlich, eine weniger gute Ausnutzung der niederen Sauerstoffkonzentrationen finden zu können. Aber ihre Versuche blieben nicht unwidersprochen. THOMAS zeigte, daß ihre Versuchsergebnisse z. T. durch die von ihnen angewandte Narkose bedingt waren. Überdies war nach Angaben von THOMAS bei der weiten Streuung der Werte der Unterschied zwischen normalen und vergifteten Tieren nicht so sicher festzulegen, wie sie selbst ihre Kurven ausdeuteten. THOMAS verzichtete daher auf die Anwendung von Standardbedingungen und arbeitete nicht mit narkotisierten Tieren. Er konnte bei niederer  $O_2$ -Konzentration keinen grundsätzlichen Unterschied zwischen normalen und  $CO$ -vergifteten Tieren finden. In seinen Versuchen beschrieb er eine sehr eigenartige Form der Abhängigkeit der Atmung normaler Tiere von der Sauerstoffkonzentration in der Umgebung. Diese soll dadurch ausgezeichnet sein, daß der Sauerstoffverbrauch der Regenwürmer bei der Verminderung von der 21% betragenden Konzentration in der atmosphärischen Luft auf 15% auf fast ein Drittel abfällt. Bei weiterem

Absinken der Sauerstoffspannung von 15% auf 3% soll der Sauerstoffverbrauch der Würmer konstant bleiben und erst unterhalb 3% sich vermindern. Die CO-vergifteten Tiere sollen sich von den normalen dadurch unterscheiden, daß der Abfall der Atmung zwischen 21 und 15% Sauerstoff fehlt. Unter 15% soll sich dagegen kein Unterschied zwischen normalen und vergifteten Tieren zeigen, so daß sich in diesem Bereich keine Aussage über die Funktion des Haemoglobins machen läßt.

Die eigenartige Kurve der Druckabhängigkeit der Atmung des Regenwurmes, die JORDAN als eselsrückenartig bezeichnete, erregte mein Interesse, und ich legte mir die Frage vor, wie weit den Schwankungen in der Sauerstoffaufnahme auch Schwankungen in der Kohlensäureabgabe parallel gehen. Die Untersuchung letzterer erschien mir durch den von mir konstruierten Respirationsapparat leicht möglich. Im Verlaufe der Untersuchungen stellte sich nun heraus, daß meine Ergebnisse nicht mit denen von THOMAS übereinstimmten und sich daher die Notwendigkeit ergab, die ganze Frage erneut zu untersuchen. Bei meinen Untersuchungen ging ich in der Beziehung anders vor, daß ich nicht wie DOLK und VAN DER PAAUW die Würmer in einem gegebenen Gasvolumen atmen ließ, dessen Sauerstoffkonzentration durch die Atmung allmählich vermindert wurde, sondern ich leitete in meinen Atmungsapparat nacheinander Gemische mit den verschiedenen Sauerstoffkonzentrationen ein. Ich beschränkte mich fast ausschließlich auf die Konzentrationen 15, 10 und 5% neben atmosphärischer Luft, da durch die Bestimmung dieser Punkte der mich interessierende Bereich genügend genau festgelegt war. Ebenso wie THOMAS arbeitete ich mit nicht narkotisierten Würmern und machte die Erfahrung, daß sie sich während der Versuche im allgemeinen sehr ruhig verhielten. Vor Beginn der einzelnen Versuchsserien überzeugte ich mich von der möglichst großen Gleichmäßigkeit der Atmung in atmosphärischer Luft.

Über die Form der Abhängigkeit der Atmung des Regenwurmes von der Sauerstoffkonzentration herrscht zwischen den verschiedenen Untersuchern in keiner Weise Übereinstimmung. THOMAS fand bei normalen Würmern, wie schon erwähnt, einen sehr starken Abfall der Sauerstoffaufnahme zwischen 21 und 15%, der eine gleichbleibende Atmung zwischen 15 und 3% folgt. Unterhalb 3% vermindert sich die Atmung wieder stark mit sinkender Sauerstoffspannung. Vollkommen abweichend fanden dagegen DOLK und VAN DER PAAUW gleichmäßigen Sauerstoff-



verbrauch zwischen den Konzentrationen 21% und 2,5%. Erst unterhalb letzterer Konzentration erhebliche Herabsetzung der Atmung. Wiederum andersartigen Verlauf der Atmungskurve fand dann schließlich KONOPACKI in einer älteren Untersuchung. Nach seinen Ergebnissen sinkt die Atmung des Regenwurmes im ganzen Bereich, und zwar zwischen 21 und 10% Sauerstoffgehalt langsamer ab, unterhalb 10% dagegen steiler ab.

Ich verfüge zur Zeit über etwa 20 Kurven, die in Einzelheiten recht erhebliche Unterschiede aufweisen, wobei zu bemerken ist, daß auch der gleiche Wurm an aufeinanderfolgenden Tagen voneinander abweichende Kurven liefert. Im allgemeinen ist aber festzustellen, daß die Atmung des Regenwurmes in dem ganzen von mir untersuchten Bereich zwischen 20 und 5% abhängig von der Sauerstoffkonzentration ist, in dem Sinne, daß grundsätzlich die Sauerstoffaufnahme mit sinkender Sauerstoffspannung vermindert wird, wenn auch in einzelnen Versuchen eine Steigerung in der einen oder anderen Stufe gefunden wurde. Im allgemeinen ist der Abfall der Atmung zwischen 21 und 10% geringer, unterhalb 10% steiler. Im Gegensatz zu dem Befund von THOMAS ist festzustellen, daß bei 15% Sauerstoff die Atmung gegenüber der in atmosphärischer Luft nur in wenigen Fällen mehr als 10% vermindert ist, im allgemeinen aber über 90% der Atmung in Luft bleibt. Als Mittelwerte aus meinen Versuchen an normalen Tieren erhielt ich, wenn man die Atmung in atmosphärischer Luft gleich 100 ansetzt, für 15%  $O_2 = 91\%$ , für 10%  $O_2 = 86\%$  und für 5%  $O_2 = 61\%$ . Da die einzelnen Kurven sehr starken Schwankungen unterliegen, sind diese Werte nicht eindeutig festliegend, und man darf sie daher als in befriedigender Übereinstimmung mit den Werten von KONOPACKI ansehen, der für 10%  $O_2 = 91\%$  und für 4,7%  $O_2 = 53\%$  der Atmung in Luft für *Lumbricus communis* fand. Bemerken möchte ich auch noch, daß diese Kurve sehr ähnlich der ist, die von DAUSEND für *Tubifex* gefunden wurde und nach einer neueren Untersuchung scheint auch *Branchiura sowerbyi* sich ähnlich zu verhalten. Die Form der Atmungskurve scheint also für zumindesten zahlreiche Oligochaeten sehr ähnlich zu sein.

Die Kohlensäureabscheidung gemessen am respiratorischen Quotienten zeigt für diesen Konstanz zwischen 21% und 10%  $O_2$ , wenn auch für die Einzelwerte Schwankungen zwischen 0,5 und 1,1 beobachtet wurden. Als durchschnittlichen Wert in diesem Bereich fand ich für meine Versuche etwa den Wert 0,74. Bei 5% Sauerstoff zeigte sich dagegen in den meisten Versuchen ein

Ansteigen der Kohlensäureabgabe, die auch in dem Durchschnittswert des respiratorischen Quotienten seinen Ausdruck findet. Hieraus darf man schließen, daß die bei dieser Konzentration beobachtete — verhältnismäßig starke — Herabsetzung des Sauerstoffverbrauchs zurückzuführen ist auf unzureichende Sauerstoffversorgung der Gewebe des Wurmes, wodurch anaerobe Spaltungen ausgelöst werden. Auch in bezug auf die Kohlensäureabgabe kam KONOPACKI zu ähnlichen Ergebnissen. Die Übereinstimmung der Versuche dieses Autors mit meinen Versuchen ist deshalb von größerer Bedeutung, weil es sich bei ihm, im Gegensatz zu meinen kurzfristigen Versuchen, um länger dauernde Versuche handelte.

Ich will hier nicht eingehen auf die Gründe, auf die man die Abweichungen der anderen Autoren zurückführen kann. Jedenfalls ergab sich jetzt die Notwendigkeit, auch die Versuche an den CO-vergifteten Tieren zu wiederholen, wobei sich dann im Gegensatz zu den früheren Untersuchungen sehr deutliche Unterschiede gegenüber normalen Tieren ergaben. Zunächst konnte die Angabe von THOMAS bestätigt werden, daß die CO-Tiere auch in Luft eine verminderte Atmung gegenüber normalen Tieren aufweisen. Sie schwankt zwischen 97% und 50% der Atmung normaler Tiere. Die Kurven von 12 Tieren, die mir zur Verfügung stehen, zeigen im allgemeinen einen gleichmäßiger abfallenden Verlauf zwischen 21 und 5% Sauerstoff als die normalen Tiere. Im Vergleich zu diesen ist der Abfall der Kurve zwischen 21 und 15% steiler, so daß bei 15% die Werte nicht so häufig über 90% der Atmung CO-vergifteter Tiere in Luft liegen. Andererseits fällt im allgemeinen im Bereich zwischen 15 und 5% die Atmung nicht so stark ab, wie bei den normalen Tieren.

Sehr aufschlußreich ist das Verhalten der Kohlensäureabscheidung. Schon bei Atmung in Luft ist der respiratorische Quotient der CO-Tiere fast ausnahmslos gegenüber den vorangehenden Versuchen ohne CO-Zusatz erhöht. Ich war zunächst geneigt, in dieser Erscheinung eine Schädigung der Gewebsatmung zu sehen. Genauere Betrachtung zeigte aber, daß sich wenigstens in den extremen Fällen eine Beziehung zwischen der Erhöhung des respiratorischen Quotienten und der Atmungsverminderung erkennen läßt, in dem Sinne, daß bei der am stärksten verminderten Atmung auch die stärkste Erhöhung des respiratorischen Quotienten eintritt und umgekehrt. Hieraus muß man also schließen, daß bei den CO-Tieren schon bei Atmung in Luft die Sauerstoffversorgung der Gewebe soweit herabgesetzt ist, daß Sauer-

stoffmangel auftritt und anaerobe Prozesse einsetzen. Wenn schon bei der Sauerstoffkonzentration der Luft die CO-Tiere einen erhöhten respiratorischen Quotienten zeigen, der in vielen Fällen über 1 hinausgeht, so gilt das in erhöhtem Maße für die niederen Sauerstoffkonzentrationen. Dies kann auch nicht wundernehmen, da durch die CO-Vergiftung die Atmung gegenüber der normaler Tiere in Luft auf 50 und weniger Prozent herabgesetzt ist, unter welchen Bedingungen auch bei normalen Tieren die Sauerstoffversorgung im Gewebe nicht ausreichend ist.

Stellen wir die Kurven der Druckabhängigkeit der Sauerstoffaufnahme normaler und CO-vergifteter Tiere, wie sie sich als Mittelwerte aus meinen Versuchen ergaben, nebeneinander, in dem wir die Atmung in Luft für beide Gruppen als 100 einsetzen, so erkennen wir (Abb. 1), daß erstens die Atmung der CO-Tiere in allen Stufen gegenüber den normalen Tieren vermindert ist. Diese Verminderung ist, wie oben angeführt, auf Sauerstoffmangel in den Geweben infolge der Ausschaltung des Haemoglobins zurückzuführen. In dem Bereich zwischen 15 und 10% Sauerstoff zeigen beide Kurven eine Stufe verminderten Absinkens. Am auffallendsten ist schließlich, daß bei 5% Sauerstoff die

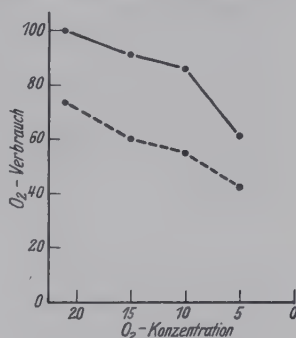


Abb. 1. Abhängigkeit der Atmung von der Sauerstoffkonzentration. Obere Kurve normale Tiere. Untere gestrichelte Kurve CO-Tiere.

beiden Kurven sich dadurch einander nähern, daß die normalen Tiere einen stärkeren Abfall ihrer Atmung aufweisen, als die vergifteten Tiere. Diese Beobachtung steht in striktem Gegensatz zu der bisher üblichen Auffassung, daß gerade bei den niederen Sauerstoffkonzentrationen das Haemoglobin des Blutes eine erhöhte Ausnutzung der geringen Sauerstoffmenge gestatten soll.

Wenn sich also auch recht deutliche Unterschiede zwischen der Atmung normaler und CO-vergifteter Tiere bei den verschiedenen Sauerstoffkonzentrationen finden lassen, so möchte ich doch zunächst in der Ausdeutung der Kurven vorsichtig sein. Als gesichert kann man zunächst noch herausstellen, daß bei Temperaturen um 20°, bei denen die Versuche durchgeführt wurden, das Haemoglobin im Blute des Regenwurmes auch bei der Atmung in Luft eine wichtige Rolle spielt, und, daß nach seiner Ausschaltung die Sauerstoffversorgung der Gewebe unzureichend wird, denn,

wenn wir schon bei ruhenden Tieren als Wirkung der CO-Vergiftung Herabsetzung der Atmung fanden, so gilt dieses natürlich in erhöhtem Maße für frei sich bewegende Tiere mit ihrem erhöhtem Sauerstoffbedarf.

Ziehen wir auch für die übrigen Stufen einen Vergleich zwischen der Sauerstoffmenge, die durch physikalische Lösung die Gewebe versorgen kann und der Menge, die zusätzlich durch das Haemoglobin transportiert wird, so geschieht das am besten auf dem Wege, daß wir den Quotienten bilden, aus der Atmung der CO-Tiere und der Atmung der normalen Tiere bei den einzelnen Stufen. Dann ergibt sich für die Atmung in atmosphärischer Luft die Größe dieses Quotienten zu 73, für 15% O<sub>2</sub> zu 66, für 10% O<sub>2</sub> zu 64 und für 5% O<sub>2</sub> zu 69, wobei die Zahlen also den Prozentsatz für die einzelnen Stufen angeben, der durch die physikalische Lösung gedeckt werden kann. Es zeigt sich sehr deutlich, daß bei 5% Sauerstoff dieser Anteil günstiger ist als etwa bei 10 und 15% Sauerstoff und heranreicht an den Anteil der in atmosphärischer Luft durch physikalische Lösung gedeckt werden kann.

Es ist hierbei aber zu berücksichtigen, daß die gefundenen Atmungskurven nicht allein auf die Eigenschaften des Haemoglobins zurückzuführen sind, denn wir sahen, daß diese Kurven auch für das gleiche Tier nicht konstant sind. Das können wir aber nicht vereinbaren mit den konstant bleibenden Eigenschaften des Haemoglobins im Blute. Es greifen also noch andere Faktoren regelnd in die Atmung ein, deren Natur uns vorläufig unbekannt ist. Abgesehen davon, können wir aber auch aus dem Vergleich der Kurven nur deshalb mit Vorsicht Schlüsse ziehen, weil bei den normalen Tieren, wie die Gestaltung des respiratorischen Quotienten zeigte, die Sauerstoffversorgung teilweise bis herab zu Sauerstoffkonzentrationen von 5% ausreichend ist, um eine normale Aerobiose zu ermöglichen, während, wie wir sahen, bei den CO-Tieren dieses schon in Luft nicht der Fall ist und bei ihnen mangelnde Sauerstoffversorgung der Gewebe als begrenzender Faktor auftritt, wie die erhöhten respiratorischen Quotienten beweisen. Die Gewebsatmung erfolgt also bei den beiden Versuchsgruppen unter grundsätzlich verschiedenen Bedingungen. Die Methode der Vergiftung mit CO erscheint daher nur in begrenztem Umfange als geeignet, uns Aufschluß über die Funktion des Haemoglobins für den Atmungsprozeß zu geben.



17. Herr Dr. HANS-WERNER NOLTE<sup>1</sup> (Tharandt i. Sa.):

## Die Legeapparate der Dorcatominen (Anobiidae) unter besonderer Berücksichtigung der symbiontischen Einrichtungen.

(Mit 5 Abbildungen.)

Über die Legeapparate der Käfer besitzen wir nur wenige umfassende Arbeiten. VERHOEFF (1893 und 1894) und WANDOLLECK (1905) veröffentlichten vergleichend morphologische Untersuchungen, in denen sie die meisten Familien berücksichtigten. Die Entwicklungsgeschichte der Ausführgänge wurde von HEBERDEY (1931) behandelt. Die übrigen Veröffentlichungen befassen sich nur mit kleineren Gruppen. Die Anobiiden wurden jedoch in allen diesen Arbeiten nicht berücksichtigt. Erst BUCHNER (1921) und BREITSPRECHER (1928) geben Schilderungen der Legeapparate eines Teiles dieser Familie, da sie mit diesen in Verbindung stehende symbiontische Übertragungseinrichtungen feststellten. Die Unterfamilie der Dorcatominen wird aber auch von ihnen noch nicht berücksichtigt. Sie wird von BUCHNER (1930) nur in einer Anmerkung erwähnt, in der er feststellt, daß die symbiontischen Einrichtungen denen der übrigen Anobiiden sehr ähnlich seien. Es war nun anzunehmen, daß auch die Übertragung auf gleiche Weise stattfinden würde. Dies konnte Herr Professor BUCHNER auch bald durch Untersuchung einiger Arten bestätigen, aber er machte die Feststellung, daß die Legeapparate selbst im Bau z. T. erheblich von denen anderer Anobiiden abweichen. Er gab mir daher die Anregung, die Gruppe etwas genauer zu untersuchen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Ich konnte 5 Gattungen mit 11 Arten untersuchen. Leider stand mir nur Trockenmaterial zur Verfügung, da die Käfer, die in morschem Holz und in Baumschwämmen vorkommen, infolge unserer heutigen guten Durchforstung, sehr selten geworden sind. Nur einmal gelang es mir, einige Exemplare von *Dorcatoma dresdensis* aus morschem Kirschbaumholz zu züchten. Das Trockenmaterial wurde mit schwacher Kalilauge gekocht, woraufhin eine gute Präparation möglich ist. Infolge des Mangels an frischem

<sup>1</sup> Der angemeldete Vortrag konnte wegen dienstlicher Verhinderung nicht gehalten werden. Der Herausgeber.

Material konnte ich nur die Chitinteile genauer untersuchen. Die mit dem Legeapparat in Verbindung stehenden symbiontischen Einrichtungen lassen sich zwar feststellen, aber eine Beschreibung ihres histologischen Baues ist mir nicht möglich.

Im Laufe der Untersuchung sellte sich nun heraus, daß innerhalb der Unterfamilie der Dorcatominen zwei Legeapparattypen vertreten sind. Zwei Gattungen *Mesocoelopus* und *Stagetus* schließen sich an die übrigen Anobiiden weitestgehend an, während die Gattungen *Dorcatoma*, *Anitys* und *Caenocara* zwar den gleichen Grundbauplan aufweisen, aber im einzelnen doch stark abweichen. Innerhalb der 7 zu ihnen gehörenden Arten treten dann wieder Schwankungen in der Länge und Form der einzelnen Teile auf.

Bei allen Arten übereinstimmend wird der Legeapparat vom 9. Sternit gebildet. Das Abdomen der weiblichen Imagines besteht aus 10 Segmenten. Während aber alle 10 Tergite vorhanden sind, fehlen das erste und das zehnte Sternit. Das zweite Sternit bildet einen schmalen Chitinstreif, der nach vorn zu in einen für die Aufnahme der Coxae des 3. Beinpaars nach oben gewölbten häutigen Teil, das Ventralphragma VERHOEFFS (1894), übergeht.

Für die Bildung des Legeapparates kommen nur die drei letzten Segmente in Frage, die deshalb hier besonders geschildert werden sollen. Sie sind entweder direkt am Aufbau beteiligt, oder haben stützende Funktionen, oder haben den schützenden Abschluß nach außen zu bilden.

Die Tergite VIII bis X sind am Aufbau des Legeapparates selbst nicht beteiligt. Sie bilden den dorsalen Abschluß und bedecken den Legeapparat in der Ruhelage. Daher weichen sie auch von den übrigen Tergiten kaum ab.

Das achte Tergit ist normal plattenförmig. Aber die Behaarung und eine Kerbe am vorderen Rande erwecken den Anschein der Zweiteiligkeit. Von einer von vorn nach hinten ziehenden Mittellinie, die wie ein Scheitel wirkt, ziehen nämlich die Haare gleichgerichtet nach rechts und links. Die Scheitellinie beginnt an der erwähnten leichten Einkerbung am Vorderrand.

Das neunte Tergit ist ebenfalls normal plattenförmig gebildet. Es zeigt keine Spur von Zweiteiligkeit, wie es VERHOEFF (1893) und WANDOLLECK (1905) für eine Anzahl anderer Käfer beschreiben. Auch übernimmt es bei den Dorcatominen keine Stützfunktionen. Sein vorderer Rand ist nach hinten gewölbt. Der hintere Rand zeigt ebenfalls eine solche Wölbung, die aber schwächer ist. Es ist mit langen, starken Borsten dicht bedeckt.

Das zehnte Tergit ist mit dem neunten fest verwachsen. Ein Isolieren der beiden Platten beim Präparieren ist nicht möglich, aber die Trennungslinie ist deutlich sichtbar. Es ist schmal und bildet den Abschluß der Dorsalplatten. Parallel zu seinen gewölbten Vorder- und Hinterrändern stehen einige weniger dichte Borstenreihen.

Da nun das neunte Sternit den eigentlichen Legesäbel bildet und das achte Sternit Stützfunktionen übernommen hat, wozu beide entsprechend umgestaltet sind, und da das zehnte Sternit nicht vorhanden ist, bildet das siebente Sternit den eigentlichen ventralen äußeren Abschluß des Abdomen. Es ist verhältnismäßig groß und nach hinten stark abgerundet. Wie alle übrigen Sternite ist es stark chitiniert und mit einzelstehenden Haaren versehen. Das zum größten Teil nach innen verlagerte achte Sternit überragt es mit einem kleinen äußerlich sichtbaren Streifen. Zwischen diesem und der aus dem neunten und zehnten Tergit gebildeten Dorsalplatte liegen die Genitalöffnung und die Afteröffnung.

Das achte Sternit selbst hat Stützfunktionen für den Legesäbel übernommen. Es besteht aus einer schmalen, nur nach hinten stärker chitinierten Platte (Abb. 1), deren Hinterrand etwas über den des siebenten Sternits hinausragt. Nach seinem Vorderrand zu wird es häutig und bildet die Ansatzstelle für das Spiculum ventrale, während die hintere, schwach chitinierte Hälfte mit starken, starren Borsten bedeckt ist. Das Spiculum ventrale ist ein starrer Chitinstab, der ventral des Legesäbels liegt und als Ansatz für die Legeapparatmuskulatur dient. Es beginnt mit zwei Wurzeln, die an ihren Enden keulig angeschwollen sind und durch Häute mit der eigentlichen Platte des achten Sternits verbunden sind. Sie vereinigen sich bald zu einem teils gerade, teils leicht gebogen nach vorn ziehenden soliden Stab, der den eigentlichen Legeapparat an Länge etwas überragt. Ob das Spiculum ventrale einen Teil des achten Sternits darstellt oder ob es sich um eine mit diesem in Verbindung getretene Neubildung handelt, steht bisher nicht fest.



Abb. 1.  
*Dorcatoma setosella.*  
Spiculum ventrale.

Während der Bau der bisher beschriebenen Tergite und Sternite bei allen untersuchten Arten ziemlich gleich ist, stimmen sie im Bau des neunten Sternits nur noch in dem Grundplan überein. Vom achten Sternit her stülpt sich die Intersegmentalhaut, die dieses mit dem neunten verbindet, röhrenförmig in das Abdomen ein. Sie ist stark verlängert und umgibt scheidenartig den Legeapparat. BUCHNER und BREITSPRECHER bezeichnen sie daher als »Legeapparatscheide«. Innerhalb dieser »Scheide« liegen der vom neunten Sternit gebildete Legesäbel und das von der schmalen Endplatte des achten Segments kommende Spiculum ventrale. Das neunte Segment ist zweiteilig. Es besteht aus zwei nebeneinanderliegenden, mehr oder weniger länglichen Platten. Ventral liegt eine unpaare und nur schwach chitinierte Platte, die der »Gleitplatte« WANDOLLECKS entspricht. Nach hinten zu ist sie meist fransenartig aufgelöst. Am Vorderende der Sternithälften treten besondere Chitinträger auf. Es handelt sich um mehr oder weniger lange und verschieden starke, stabförmige Gebilde, die als Stützen für die am vorderen Ende liegenden Symbiontenreservoir dienen. Hier finden sich nämlich schlauch- oder sackförmige Ausstülpungen der Intersegmentalhaut, die »Intersegmentalschläuche«, wie sie BUCHNER (1921) und BREITSPRECHER (1928) nennen. Sie enthalten einen Teil der Symbionten, die für die Übertragung auf die Eier gebraucht werden. Ein zweites Symbiontenreservoir, das allerdings an Trockenmaterial oft nur sehr schwer zu erkennen ist, weshalb ich es nicht für alle Arten nachweisen konnte, finden wir am vorderen Ende der Sternithälften. Dort liegen die beiden Säckchen ventral des Legeapparates als Ausstülpungen der Vagina, weshalb sie von BUCHNER (1921) und BREITSPRECHER (1928) als Vaginaltaschen bezeichnet werden.

So stellt sich der allgemeine Bauplan der Legeapparate in dieser Käfergruppe dar. Nun sei mir gestattet, kurz auf die beiden verschiedenen Typen und ihre bei den einzelnen Arten auftretenden Abweichungen einzugehen.

Die Legeapparate der Gattungen *Mesocoelopus* und *Stagetus* sind denen der übrigen Anobiiden am ähnlichsten, obwohl auch hier bereits wieder Unterschiede zwischen den beiden Gattungen auftreten.

Die Legeapparate von *Mesocoelopus niger* und *M. collaris* gleichen dem von *Anobium striatum*, wie er von BREITSPRECHER (1928) beschrieben und abgebildet wird, sehr (Abb. 2). Das neunte Sternit bildet zwei länglich-ovale Platten, die am hinteren Ende



je einen kleinen Cercus tragen. Bis auf die Ansatzstelle des Cercus sind sie nur spärlich mit Borsten versehen. Beide Hälften sind vollkommen symmetrisch gebaut, im Gegensatz zu dem asymmetrischen Bau des ebenfalls ähnlichen Legeapparates von *Sitodrepa panicea*. Vorn schließen sich die hier doppelt so langen, dünnen und stark chitinierten Chitinträger an, die in diesem Fall sicher mit als Stütze der bis zu ihrem Ende reichenden Interseg-

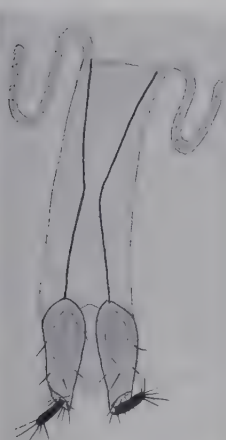


Abb. 2. *Mesocoelopus niger*.  
Legeapparat.

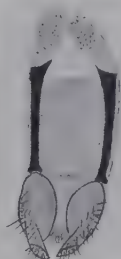


Abb. 3. *Stagetus pilula*.  
Legeapparat.



Abb. 4. *Dorcatoma chrysomelina*.  
Legeapparat.

mentalhaut dienen, von der dann lange Schläuche, die mit Symbionten gefüllten Intersegmentalschläuche, abgehen. Ventral unter den Legeapparatplatten liegen die Vaginaltaschen.

Eine Mittelstellung zwischen der eben beschriebenen Gattung und dem später zu schildernden Typ nehmen *Stagetus pilula* und *St. pellita* ein (Abb. 3). Das neunte Sternit bildet zwei ähnlich gestaltete Platten, denen aber die Cerci fehlen. Nach hinten zu setzt sich ein fast wie ein Cercus aussehender Höcker an, der jedoch ein Teil der Platte selbst ist. Ventral ist die Gleitplatte gut zu sehen. Die Chitinträger sind etwa von gleicher Länge wie die Platten, stärker als die von *Mesocoelopus* und überragen mit ihrem schaufelartig erweiterten Vorderende die Intersegmentalhaut etwas. Mit dieser Schaufelstützen sie die hier nicht schlauchförmigen, sondern kurze, gedrungene Säcke darstellenden Intersegmentalschläuche. — Obwohl diese Symbiontenreservoirs bei den meisten Dorcatominen sackförmig sind, möchte ich doch den einmal eingeführten Namen

Intersegmentalschläuche beibehalten. — Die Vaginaltaschen konnte ich bei beiden Arten, von denen mir nur wenige Exemplare zur Verfügung standen, nicht nachweisen. Doch ist das noch kein Beweis für ihr Fehlen.

Die weiteren untersuchten 7 Arten bilden einen geschlossenen Typ, in dem nur Abweichungen in der Länge und im speziellen Bau der einzelnen Teile auftreten. Ich werde den Legeapparat von *Dorcatoma chrysomelina* (Abb. 4) ausführlicher schildern und dann kurz auf die einzelnen Arten eingehen. Das neunte Sternit bildet bei *Dorcatoma chrysomelina* zwei schmale, langgestreckte Platten, die sich am hinteren Ende verjüngen. Sie sind anfangs locker, gegen das Ende zu stärker mit Borsten besetzt. Am Vorder- und Außenrand sind sie stark leistenförmig chitinisiert, nach innen zu wird die Chitinisierung schwächer. Ventral liegt die Gleitplatte, die sich am Ende fransig auflöst.

Kopfwärts ziehen die etwas über halb so langen starren und stark chitinisierten Träger nach vorn, die mit einer Anschwellung in entsprechende Vertiefungen der Plattenleisten eingreifen, so daß eine Art Kugelgelenk entsteht. Nach vorn zu sind die Träger auch hier schaufelartig geformt. Sie stützen die sackförmigen Intersegmentalschläuche, die in der Ruhelage zwischen die Träger eingeschlagen sind und beim Ausstülpen des Legeapparates gestrafft werden. Sie beherbergen die Symbionten, und zwar handelt es sich, wie man auch am Trockenmaterial noch nachweisen kann, um Hefen. Die Säcke sind dicht damit gefüllt, und von ihnen ziehen seitliche Straßen, auf denen die Hefen nach hinten gleiten. So gelangen sie in den von dem Legeapparat umgebenen Scheidenraum und auf die Eier. Leider konnte ich die Symbiontenreservoirs nicht auf Schnittpräparaten untersuchen. Aber auch am Trockenmaterial ließ sich feststellen, daß sich an der Außenwand die Chithaut der Legeapparatscheide als vielfach gefaltete Chitinintima fortsetzt. BREITSPRECHER konnte bei den Anobiidenschläuchen oft noch Drüsenepithel nachweisen. Dies gelang mir bei meinem Trockenmaterial nicht. Ventral der breiteren hinteren Enden der Legeapparatsplatten liegen die weniger deutlich erkennbaren Vaginaltaschen, die ebenfalls einen Symbiontenstrom nach hinten entsenden, so daß der ganze Scheidenraum mit Symbionten angefüllt ist. Durch diese zweifachen Ströme ist eine gewisse Garantie für die Übertragung der Hefen auf die Eier gegeben.

Ganz ähnlich gebaut sind nun die Legeapparate der übrigen Dorcatominen. Ihre verschiedenen Längen, den Bau der einzelnen

Teile und deren Größenverhältnisse zueinander zeigt uns das in grob schematischer Darstellung gehaltene nächste Bild (Abb. 5).

*Dorcatoma dresdensis* (Abb. 5a) hat den im Verhältnis längsten Legeapparat, und zwar ist es hier der Legesäbel selbst, der die Länge bestimmt, während die Träger sehr kurz sind und nur ein Sechstel der Länge des Legesäbels betragen. Sie stützen die prall gefüllten sackförmigen Intersegmentalschläuche. Die Vaginaltaschen sind deutlich erkennbar. Bei *Dorcatoma chrysomelina* stehen die Träger zu dem Legesäbel im Verhältnis  $1:1\frac{1}{2}$ . Das gleiche gilt für *Dorcatoma setosella* (Abb. 5b) und *D. serra* (Abb. 5c).

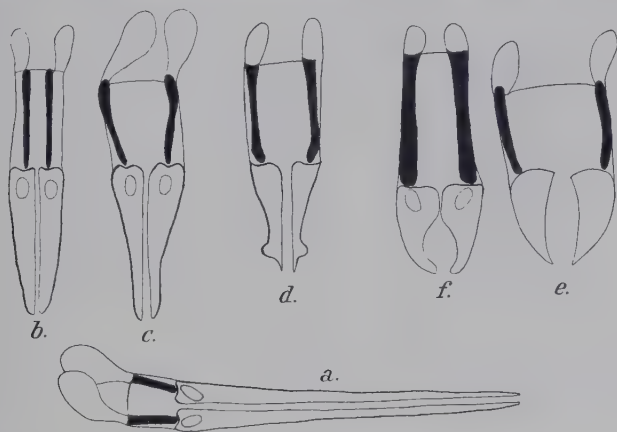


Abb. 5. Schematische Darstellung der Legeapparate: a) *Dorcatoma dresdensis*; b) *D. setosella*; c) *D. serra*; d) *D. flavicornis*; e) *Anitys rubens*; f) *Caenocara bovistae*.

Auch die Form des Legesäbels ist bei den drei Arten ähnlich. Die sackförmigen Intersegmentalschläuche sind in derselben Weise ausgebildet. Die Vaginaltaschen ließen sich für beide Arten ebenfalls nachweisen. *Dorcatoma flavicornis* (Abb. 5d) hat spitz zulaufende, kurz vor dem hinteren Ende mit einem seitlichen Höcker versehene Legesäbelplatten. Die Chitinträger sind von gleicher Länge wie der Legesäbel. Die Intersegmentaltaschen sind kleiner und plumper als die der obigen Arten. Die Vaginaltaschen sind vorhanden. *Anitys rubens* (Abb. 5e) hat breite plumpe Legesäbelplatten. Die ebenfalls kurzen Chitinträger sind von gleicher Länge. Die Intersegmentalschläuche sind klein wie bei *Stagetus*. Die Vaginaltaschen konnte ich nicht nachweisen. *Caenocara bovistae* (Abb. 5f) hat ebenfalls gedrungene Legesäbelplatten, aber  $1\frac{1}{2}$ mal so lange Chitinträger. Die Intersegmentalschläuche sind ebenfalls klein, die Vaginaltaschen sind ganz schwach sichtbar.

Daß dieser verschiedene Bau der Legeapparate insbesondere die verschiedenen Längen der einzelnen Teile von der Art der Eiablage dieser Käfer abhängig ist, ist wahrscheinlich. Doch läßt sich darüber vorläufig nichts aussagen, da über die Eiablage so gut wie nichts bekannt ist.

### Literatur.

BREITSPRECHER, E., Beiträge zur Kenntnis der Anobiidensymbiose. Z. Morphol. Ökol. **11** (1928). — BUCHNER, P., Studien an intracellularen Symbionten. III. Die Symbiose der Anobiinen mit Hefepilzen. Arch. Protistenkunde **42** (1921). — Ders., Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin 1930. — HEBERDEY, R. F., Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten. Z. Morphol. Ökol. **22** (1931). — VERHOEFF, C., Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente, insbesondere die Legeapparate der weiblichen *Coleoptera*; ein Beitrag zur Phylogenie derselben. Dtsch. entom. Z. **1893**. — Ders., Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen *Coleoptera*. Dtsch. entom. Z. **1894**. — WANDOLLECK, B., Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. Zool. Jb. Anat. **22** (1905).

18. Herr Dr. E. KESSEL (Gießen):

### Beobachtungen an *Eupagurus*-Wohngehäusen mit *Hydractinia*-Bewuchs.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

(Mit 7 Abbildungen.)

In der Nordsee sind die von Einsiedlerkrebsen bewohnten Schneckenschalen fast immer von Hydroidenkolonien besiedelt, die zu den Paguriden in symbiontischem Verhältnis stehen. Neben *Podocoryne carnea* ist es vor allem *Hydractinia echinata*, die mit ihren Skelettbildungen die Schalen oft völlig überkrustet. Nicht selten erhalten die Gehäuse durch diesen Bewuchs stark veränderte Formen, besonders, wenn die Polypenkolonie über ihre ursprüngliche Unterlage hinauswächst [AURIVILLIUS (1891)].

Die Hydrorhiza, deren älteste Teile die Mündungsseite der letzten Schalenwindung bedecken, überwuchert in der Regel das ganze Gehäuse, wobei ihre Skelettbildungen den Kalkschichten fest aufgelagert werden; Beschädigungen der Schale werden überkleidet, auch der Mündungsrand wird im Falle seiner Verletzung ausgeflickt. Vom Schalenrand aus wächst das Stolonennetz in die Schalenhöhle hinein und bedeckt deren Innenfläche oft vollständig; die dort entstehenden Skelettbildungen unterscheiden sich von denen der Außenfläche durch größere Regelmäßigkeit



ihrer Struktur und durch das Fehlen der Stacheln, so daß eine ziemlich glatte Fläche entsteht. Wächst dann der Hydroid über den ursprünglichen Schalenrand hinaus, was auch bei völlig unverletzter Mündung eintritt, so erfährt durch den Anbau von Skelettsubstanz das Gehäuse oft eine bedeutende Vergrößerung (Abb. 1); dabei wird natürlich der anfängliche Bauplan der Schale nicht mehr eingehalten; es entsteht vielmehr eine ohrförmige Erweiterung der Mündung. Denn die neu angestückten Teile stehen unter dem Einfluß des ständig aus- und einfahrenden Krebskörpers, der auf die zunächst noch weichen und bildsamen

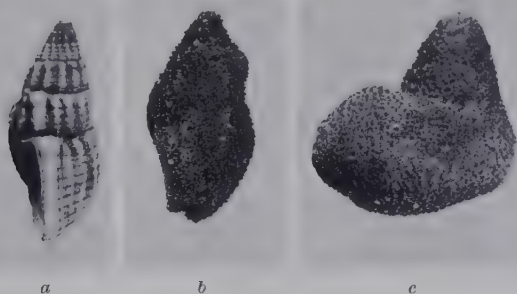


Abb. 1. *Nassa*-Schalen, z. T. umgestaltet durch *Hydractinia*-Bewuchs. a) normale Schale; b) vom Polypenskelett völlig überkleidete Schale mit beginnender Mündungsverlängerung; die ursprüngliche Mündungslinie ist an dem Knick am Unterrand noch zu erkennen. — c) Schale mit bedeutendem Anbau am Mündungsrand; die in der Bildebene liegende letzte Windung ist Neubildung. Vergr. 1:1.

Massen einen Druck ausübt, welcher sich in der Form der neu entstehenden Mündung ausspricht: Das Kopfbruststück des Krebses bedingt eine stärkere Ausbuchtung des neuen Mundsaumes, die von außen in Gestalt eines Firstes auf der Windungsmitte sichtbar ist, während die Brustbeine, gleichsam als »Ellenbogen«, zu beiden Seiten der ersten je eine schwächere Ausbuchtung hervorrufen (Abb. 2). Auf diese Weise entsteht die auffällige dreieckige Mündung, die sogleich verrät, daß das Gehäuse einem Einsiedlerkrebs zur Wohnung diente.

Bei *Hydractinia*, nicht dagegen bei *Podocoryne*, erfolgt eine Verfestigung der neugebildeten »Schalen«teile, indem in den Lücken zwischen dem organischen Skelettgerüst Kalk eingelagert wird (Abb. 3); auch die älteren, noch der Schale aufliegenden Skelettkrusten verkalken allmählich völlig, aber stets bleibt eine oberflächliche Zone unverkalkt, welche von Coenosark ausgefüllt ist. AURIVILLIUS schreibt diese Kalkabscheidung dem Paguriden zu. Im Hinblick auf unsere Kenntnis von kalkabschei-

denden Hydroiden (den wegen ihres Kalkskelettes früher zu den Korallen gestellten Stylasteriden [STECHOW (1921)]) muß diese Auffassung jedoch abgelehnt werden; außerdem vermag sie nicht zu erklären, warum der Krebs nur *Hydractinia*-Skelette verkalkt, solche von *Podocoryne* aber unverhärtet läßt. Es darf vielmehr als sicher gelten, daß diese Verkalkung vom Hydroiden selbst vorgenommen wird. Vermutlich wird der Kalk von dem Coenosark, das in den Hohlräumen zwischen den verschiedenen Basallamellen und den diese verbindenden Skeletteleisten zurückbleibt, in gelöster Form geliefert. Aus dieser Lösung kristallisieren lange, ziemlich kräftige Nadeln aus, die sich in typisch sphäritischer Weise ordnen. Die einzelnen Sphärökristalle behindern sich

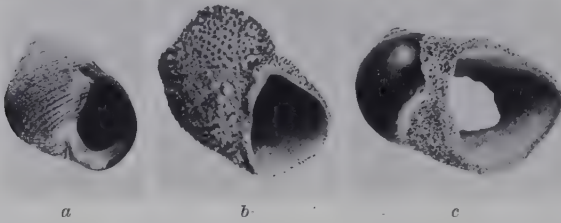
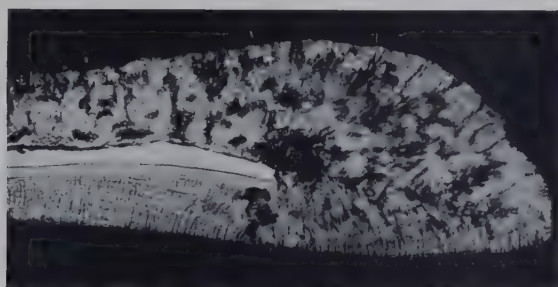


Abb. 2. Mündungserweiterung. — a) normale, b) von Periderm überkrustete *Littorina*-Schale. — c) *Natica*-Schale mit starker Mündungserweiterung. Der First des Anbaus ist an seiner der Abrollung am stärksten ausgesetzten Stelle eingebrochen. — Vergr. 1:1.

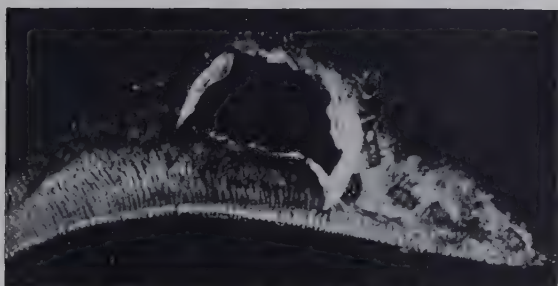
meist gegenseitig in ihrem Wachstum, so daß sie nur selten allseitig ausgebildet sind. Seiner mineralischen Natur nach erweist sich der Kalk gemäß Aussage der MEIGEN-Reaktion als Aragonit. Die physiologischen Vorgänge bei dieser Verkalkung bedürfen noch näherer Untersuchung.

Verbreitet ist die Ansicht, daß die Hydroidenkolonien den Kalk der Schneckenschalen, die ihnen als Unterlage dienen, allmählich aufzulösen imstande seien [CARTER (1873); AURIVILLIUS (1891); STECHOW (1909)]; allerdings sind diese Angaben nicht unwidersprochen geblieben [GOTO (1910)]. Gewiß dürften manche dieser Mitteilungen auf irrigen Beobachtungen beruhen. Denn da das Wachstum des Gehäuses mit dem des Bewohners dank der raschen anbauenden Tätigkeit des Hydroiden Hand in Hand geht, erreicht es nicht selten Ausmaße, die zu der Größe der ursprünglichen Unterlage in keinem Verhältnis mehr stehen [GOTO (1910)]. Weiter kann eine bereits vergrößerte Schale von dem Krebs aus irgendeinem Grunde verlassen werden. Die Polypenkolonie geht dann sehr bald zugrunde (AURIVILLIUS). Wird ein

solches Gehäuse zum zweiten Male von einem Paguriden als Wohnung gewählt, so siedelt sich sehr schnell auch wieder ein Hydroid an, welcher auf der alten, toten Kruste weiterbaut. Nun kann sich ein Unterschied zwischen der alten und der neu entstehenden Skelettbildung einmal in der Struktur offenbaren, meist aber wird eine Verschiedenheit der Färbung besonders auf Schliffen oder



3 a



3 b

Abb. 3. Längsschliffe durch Schalenmündungen mit verkalkter Skelettkruste. Auffallendes Licht. — a) *Buccinum*-Schale, Vergr. 8:1. — b) *Littorina*-Schale; dargestellt nur der angestückte Bezirk, der zwei Bauperioden zeigt: auf der bereits vergrößerten und dann vom Krebs verlassenen Schale starb die Kolonie ab, am Mündungsrand entwickelte sich ein Balanus. Nach Wiedereinzug eines Krebses erfolgte Wiederbesiedlung durch *Hydractinia*, die das alte Skelett samt aufsitzender Balanusschale überkrustete. Dieses jüngere, hellere Skelett hebt sich vor allem auf der Innenfläche scharf vom dunkleren alten ab. — Vergr. 11:1.

Schnitten zu beobachten sein (Abb. 3b). Diese irgendwie abweichenden älteren Krustenteile, die oft weithin von dem neuen Skelett überzogen sind, vermögen dann wohl den Eindruck zu erwecken, als handele es sich um Teile der aufgelösten und vom Hydroiden durch Skelettsubstanz ersetzten Kalkschale. Geht man jedoch in Richtung der älteren Gehäusewindungen weiter, so findet man stets die ursprüngliche Schneckenschale, die in vielen Fällen eine völlig unversehrte Oberfläche darbietet.

Häufig trifft man unter der Hydroidenkruste aber auch Schalen, deren Oberfläche rau und korrodiert erscheint; die

Kruste läßt sich dann ziemlich leicht ablösen. War der Grundstock der Krebsbehausung eine *Buccinum*-, *Nassa*- oder *Natica*-Schale, so wird man solche Zerstörungserscheinungen unter der Polypenkruste seltener antreffen; stärker in Mitleidenschaft gezogen sind *Trochus*-Schalen, während vollends *Littorina*-Gehäuse fast nie ganz unversehrte Oberflächen aufweisen. Es scheint tatsächlich, als habe der Hydroid die Kalkschichten der Schale angelöst.

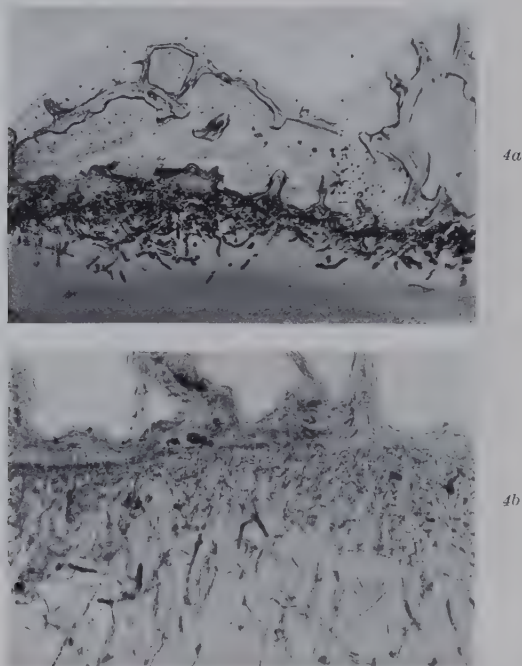


Abb. 4. *a*) Schnitt durch eine entkalkte *Littorina*-Schale mit aufsitzender Kruste. Unter den Coenosark- und Peridermresten ein dichter Filz aus Algenfäden, die tief in die Grundmasse der Schale eindringen. Vergr. 200:1. — *b*) Schliff durch eine entsprechende Stelle einer nicht entkalkten *Nassa*-Schale. Vergr. 200:1.

Betrachtet man aber solche »angefressenen« Schalenflächen in auffallendem Lichte (Ultropak), so bemerkt man ähnliche Erscheinungen, wie wir sie bereits früher an korrodierten *Littorina*-Schalen gefunden haben [KESSEL (1937)]. Wie dort, ist auch hier die Schalenaußenfläche genarbt durch grubige und muldenförmige Vertiefungen, die einen wabenähnlichen Bau an ihrem Grunde darbieten. Schnitte durch entkalkte Schalen mit aufsitzender Polypenkruste geben auch völlig das erwartete Bild: Unter der untersten Basallamelle des Hydroidskelettes, die der



Schale unmittelbar aufgelagert wurde, bemerkt man ein wirres Geflecht kurzer, meist unverzweigter Fäden. Besonders dicht ist dieser fädige Filz in den äußersten Schalenbezirken; hier treten neben den aus zylindrischen Zellen bestehenden Fäden auch Gruppen kleinerer kugeligter Zellen auf. Das Fadengeflecht ist jedoch nicht auf die Schalenoberfläche beschränkt, sondern dringt stellenweise recht tief in die Kalkschichten ein; die Zellfäden sind in der gelblichbraunen organischen Grundsubstanz, die beim Entkalken der Schale zurückbleibt, deutlich zu erkennen und durchsetzen sie oft vollständig, so daß ein schwammartiges Gefüge zustande

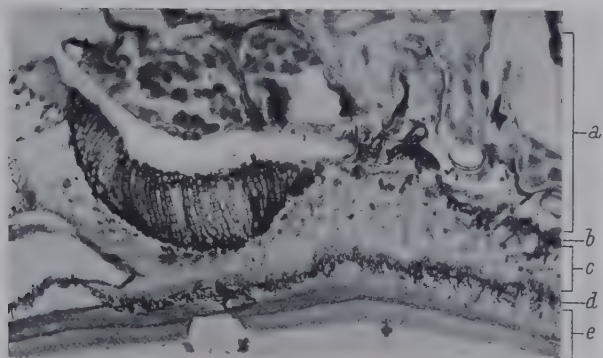


Abb. 5. Schnitt durch eine entkalkte *Littorina*-Schale an der Ansatzstelle des letzten an den vorletzten Umgang. — a) Polypenkruste. — b) Algenfilz mit schüsselförmiger Flechtenbildung. — c) von Algen durchsetzte jüngste Windungsschicht. — d) von Bakterienketten durchsetzte Periostrakumlage zwischen letzter (c) und vorletzter (e) Windung. Vergr. 120:1.

kommt (Abb. 4a, 5). Schliffe durch entsprechende Schalenteile geben ein weniger klares Bild, vermitteln aber einen guten Eindruck von der Zerstörung und Auflockerung der Kalkschichten und ihrem porösen Aussehen (Abb. 4b).

Neben den genannten Organismen, die wir gemäß früherer Erkenntnisse als Cyanophyceen ansprechen müssen, sind auf Schnitten auch jene scharf abgegrenzten Polster aus in senkrechten Reihen übereinander geschichteten Zellen mit ziemlich starken Wänden zu bemerken (Flechten?) (Abb. 5); trotz der Überdeckung durch die Skelettkruste scheinen sie noch lebens- und wachstumsfähig zu sein.

Sicher noch voll lebenskräftig sind dünne, von Gallerthüllen umscheidete Zellfäden, die nicht nur an der Oberfläche der Schalen auftreten, sondern auch vielfach gewunden tief in die Kalkschichten eindringen, wo sie stellenweise dicht verflochten größere Nester

bilden, ganz wie wir es bei den korrodierten *Littorina*-Schalen feststellen konnten. Es hat allerdings den Anschein, als bevorzugten diese Fäden Schalenteile, die besonders reich an organischer Grundsubstanz sind; jedenfalls finden sie sich angereichert in den Periostracumlagen älterer Gehäusewindungen, die von jüngeren Umgängen überdeckt sind (Abb. 5), sowie in den schräg zur Schalensfläche ansteigenden Zuwachslinien, die sich ja ebenfalls durch reicheren Conchingehalt auszeichnen. Im Gegensatz zu den größeren Zellfäden handelt es sich bei diesen Organismen zweifellos um Bakterien. Sie zersetzen das Periostracum, greifen — vielleicht unter Anlösung des Kalkes — auf die organische Grundsubstanz über und bereiten so den Blaualgen, die als eigentliche Kalklöser anzusehen sind, den Weg<sup>1</sup>.

Denn daß die Algenfäden in Zusammenarbeit mit den Bakterienketten die Korrosion und allmähliche Auflösung der Kalkschale bewirken und nicht der Hydroid, dürfte mit den vorliegenden Beobachtungen genügend erhärtet sein. In keinem Falle konnte eine Zerstörung der bewachsenen Schale ohne gleichzeitige Gegenwart der fädigen Mikroorganismen festgestellt werden. Es ist daher anzunehmen, daß diese unter dem Schutze der Skelettkruste ihr Zerstörungswerk besonders leicht zu vollbringen und zu einem Ausmaß zu führen imstande sind, wie es unter normalen, ungeschützten Umständen kaum zu erreichen ist. Einem Übergreifen der Korrosion auf die verkalkten Skeletteile setzt die mächtige chitinische Basallamelle ein wirksames Hindernis entgegen. Andererseits wäre nicht erklärlich, warum der Hydroid nur den Kalk der Schneckenschale aufzulösen vermag, dagegen andere kalkige Gebilde, die zufällig der Schale oder auch älteren Skeletteilen aufsitzen (Wurmrohren, Balanidenschalen usw.) und von der Kolonie überwachsen werden, nicht angreift, wie es verschiedentlich beobachtet werden konnte (Abb. 4b). Mit der verschiedenen mineralischen Natur des Kalkes kann diese Erscheinung nicht erklärt werden, denn es fallen ja auch Schalen mit Calcit-(*Littorina*) als auch Aragonitschichten (*Nassa*, usw.) der Korrosion anheim.

Auch für die Fälle, in denen an Stelle der Hydroidenkolonien symbiontische Actinien die Schneckenschale umhüllen, wird allgemein angegeben, daß die Schale von der Actinie allmählich aufgelöst und schließlich vollkommen durch Coenenchym ersetzt

<sup>1</sup> GOETTE (1916) berichtet über die zerstörende Tätigkeit von Bakterien, die sich allerdings nur auf das Periostracum sowohl freier, nicht bewachsener, als auch von Polypenkrusten überkleideter Schalen zu beschränken scheinen.

werde. Gegen diese Angaben wird ebenfalls Einspruch erhoben [BALSS (1924)], für den auch die Beobachtungen sprechen, die ich an zwei von *Epizoanthus*-Kolonien überwachsenen Schalen machen konnte. In dem einen Fall war das von *Parapagurus pilosimanus* (SMITH) bewohnte Carcinoecium gebildet von *E. paguriphilus* (VERRILL); aus der etwas zerquetschten, scheibenförmigen Kolonie von etwa 5 cm Durchmesser wurde das sehr kleine Gehäuse einer nicht näher bestimmten Schnecke herauspräpariert, welches bis in alle Einzelheiten der Oberflächenskulptur völlig

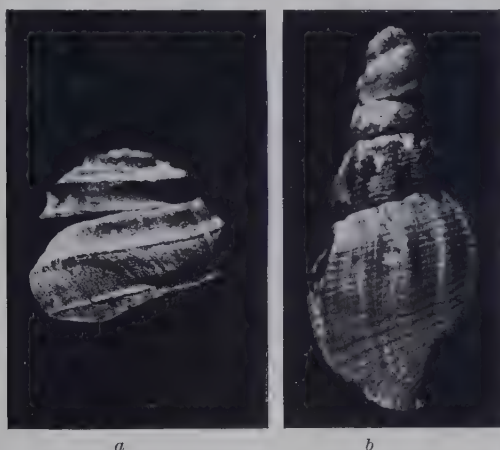


Abb. 6. Aus Actinienkolonien isolierte Schalen. — a) aus *Epizoanthus paguriphilus* (Verrill). — b) aus *E. cancrisocius* (v. Martens). Vergr. 4:1.

unbeschädigt war (Abb. 6a). Die zweite, von *E. cancrisocius* (v. MARTENS) gebaute Krebsbehausung [bewohnt von *Parapagurus dimorphus* (STUDER)] bestand ebenfalls fast völlig aus Coenenchym und entsprach in ihrem Bauplan durchaus einem Schneckengehäuse (Abb. 7). Auch sie barg in der Spitze eine Kalkschale, deren Kleinheit zu dem Umfang der Kolonie in keinem Verhältnis stand und die in den vom Coenenchym umschlossenen Teilen vollkommen unversehrt war (Abb. 6b). Lediglich der Apex und die beiden benachbarten Windungen erscheinen korrodiert; da aber gerade diese Teile nicht mehr völlig von der Kolonie bedeckt waren, dürften die Zerstörungsspuren anderen Umständen (den Wirkungen der Konservierungsflüssigkeit?) zuzuschreiben sein<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Die Stücke stammten aus Material der Deutschen Tiefsee-Expedition und waren in Alkohol konserviert, der lange Zeit nicht erneuert worden war. Daß solch alter und durch Objekteinfluß z. T. sauer gewordener Alkohol [ARNDT (1937)] Kalkschalen nicht unbeeinflußt läßt, konnte ich mehrfach feststellen.

Bei der beträchtlichen Größe der *Epizoanthus*-Carcinoecia muß die Kleinheit der Schneckenschalen überraschen. Es liegt daher nahe, zunächst an eine Auflösung der kalkigen Unterlage zu denken, zumal das Coenenchymgehäuse von *E. cancrisocius* so täuschend den Bauplan der Schale fortführt, daß es äußerlich nicht von einem nur überkleideten (und dann aufgelösten) Gehäuse zu unterscheiden ist. Da aber aus der geringen Größe der Schalen auch geschlossen werden darf, daß sie von den noch ganz jungen Krebsen bezogen und seitdem nicht mehr verlassen wurden (denn in der Tiefsee standen ihnen keine entsprechend großen Schalen zum Umzug zur Verfügung und sie



Abb. 7. Von *Epizoanthus cancrisocius* gebildetes Carcinoecium, aus dem die in Abb. 6b dargestellte Schale stammt. Vergr. 1:1.

waren daher auf den Anbau durch die Actinien angewiesen), so hätten die zarten Gehäuse in dieser ziemlich langen Zeit bestimmt Anlösungsspuren davongetragen, wenn die Kolonien zur Kalklösung befähigt wären.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die in Symbiose mit Paguriden lebende *Hydractinia echinata* die ihr als ursprüngliche Unterlage dienenden Schneckenschalen zwar durch Anbau von Skelettsubstanz zu erweitern und zu vergrößern und diese angestückten Teile durch Einlagerung von Kalk (Aragonit) zu verfestigen imstande ist, aber daß sie nicht die Fähigkeit besitzt, die Schalen aufzulösen. Kommt es zu einer Zerstörung der Schneckenschalen unter der Polypenkruste, so ist diese bedingt durch die gemeinsame Tätigkeit von Bakterien und kalklösenden Algen. Ebenso muß bezweifelt werden, daß gewisse symbiontische Actinienkolonien (*Epizoanthidae*) Kalk zu lösen vermögen.



## Schriftenverzeichnis.

ARNDT, W., Alkoholfragen in Naturkundemuseen. Museumskde., N. F. **9** (1937) 2. — AURIVILLIUS, C. W. S., Über Symbiose als Grund accessorischer Bildungen bei marinen Gastropodengehäusen. K. Svensk. Vetensk.-Ak. Handl. **24** (1891) 9. — BALSS, H., Über Anpassungen und Symbiose der Paguriden. Z. Morphol. Ökol. **1** (1924). — CARTER, H. J., Transformation of an entire shell into chitinous structure by the polype Hydractinia, with short descriptions of the polypidoms of five other species. Ann. nat. Hist. **11**, 4. ser. (1873). — GOETTE, A., Die Gattungen Podocoryne, Stylactis und Hydractinia. Zool. Jb. Syst. **39** (1916). — GOTO, S., On two species of Hydractinia living in symbiosis with a hermit crab. J. exper. Zool. **9** (1910) 3. — KESSEL, E., Schalenkorrosion bei lebenden Strandschnecken (*Littorina littorea*) und ihre Ursache. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **39** (1937). — STECHOW, E., Hydroidpolypen der japanischen Ostküste. I. Tl. Abh. math.-phys. Kl. Bayr. Akad. Wiss. **1**. Suppl.-Bd. (1909). — DERS., Neue Gruppen skelettbildender Hydrozoen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **26** (1921).

19. Herr Dr. ALBERT KEIL (Berlin):

## Über Unterschiede der Doppelbrechung und des Feinbaues im Säugerdentin, gezeigt am Beispiel von Mensch und Nagern.

[Aus der Arbeitsgemeinschaft für Kariesforschung am Zahnärztlichen Universitäts-Institut Berlin (Leiter: Prof. Dr. H. Schröder)].

(Mit 8 Abbildungen.)

Die neueren Einsichten in den Feinbau des menschlichen Dentins auf Grund der Polarisationsoptik lassen entsprechende Untersuchungen an Zähnen der verschiedenen Säugergruppen in vergleichend histologischer Hinsicht als sehr aussichtsreich erscheinen. Aus diesen theoretischen und aus praktischen Gründen liegt es vor allem nahe, die Verbreitung der für das menschliche Dentin charakteristischen sphaerokristallinen Verkalkung [A. KEIL (1934, 1935)] in Gestalt der »Halbmondfelder« [CAPE und KITCHIN (1930)] in der Tierreihe zu verfolgen.

An Hand einzelner Präparate konnte ich (1935) bereits die »Halbmond«-Strukturen für das Dentin von Paarhufern und Carnivoren angeben; bei den Nagern bezogen sich entsprechende Andeutungen auf (bewurzelte) Backzähne, während die Schneidezähne an hierzu angefertigten Dünnschliffen nicht die »Halbmonde« in polarisiertem Licht aufzuweisen hatten. Diese merkwürdige Ausnahme ließ nun die Frage aufkommen, ob es sich bei diesem Verhalten um eine allgemeingültige Eigentümlichkeit der Nagetiere handelt, und veranlaßte mich zur näheren Untersuchung des Nagerdentins und zum Vergleich mit dem des Menschen.

Außer menschlichen Zähnen standen mir zu diesem Zweck trockene und in Formol fixierte Zähne folgender Nager zur Verfügung: Maus, Ratte, Hamster, Siebenschläfer, Eichhörnchen, Nutria, Kaninchen. Von den Zähnen wurden zunächst in Balsam eingeschlossene, gewöhnliche Dünnschliffe untersucht. Zur näheren Prüfung der Morphologie der Verkalkung wurden die Schliffe in



Abb. 1. Ausschnitt aus einem mittleren Längsschliff eines menschlichen Molaren im Bereich eines Höckers, in polarisiertem Licht. Oben seitlich Schmelz, in der Mitte kegelförmig das Dentin mit zahlreichen (dunklen) Halbmonden. Das Auslöschungsband in der Mitte entspricht der Schwingungsrichtung eines Nikols. Vergr. 72:1. [Nach A. KEIL (1936).]

Glycerin-Kalilauge [W. J. SCHMIDT (1933)] ausgekocht und dadurch die kollagene Substanz mit ihrer starken positiven Doppelbrechung entfernt, so daß die negative Doppelbrechung der anorganischen Dentinsubstanz für sich allein geprüft werden konnte.

In einem gewöhnlichen, ungefärbten, in Balsam aufbewahrten Dünnschliff von menschlichem Zahnbein bemerkt man in der Regel in keiner Stellung eine gleichmäßig über das Dentin gehende Doppelbrechung, sondern eine solche, bei der durch bestimmte ar-

kadenförmige Kompensationserscheinungen ein wechselvolles Bild entsteht (Abb. 1 und 2)<sup>1</sup>. In gewöhnlichem Licht gibt es dafür kein Gegenstück; nur ausnahmsweise findet sich an scharf begrenzten Arkaden in gewöhnlichem Licht eine entsprechende Andeutung<sup>2</sup>.

Die Arkaden oder Halbmonde des Zahnbeins beruhen in erster Linie auf dem Feinbau der anorganischen Grundsubstanz, wie sich an ausgekochten, also fibrillenfrei gemachten Schlifffen ergibt

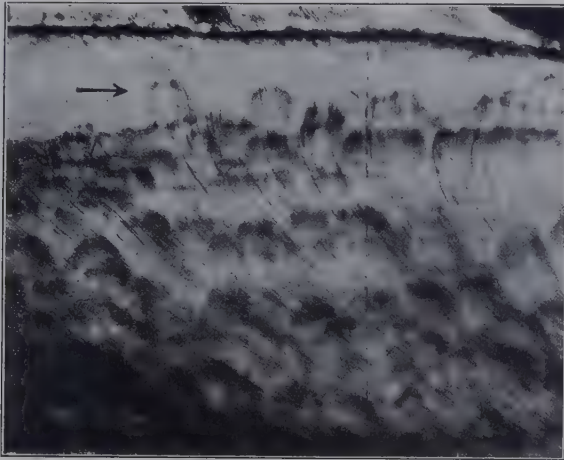


Abb. 2. Ausschnitt aus einem Zahnlängsschliff vom Menschen, in polarisiertem Licht. Oben Schmelz. Im Dentin die charakteristischen Halbmonde oder Arkaden. Der Pfeil deutet auf ein solches etwas isoliertes Gebilde hin. Nikols  $\times$ . Vergr. 80:1.

(Abb. 3)<sup>3</sup>. Und zwar handelt es sich um eine komplizierte Abart von Calcosphaeriten, die ich als »einseitig offene« bezeichnet habe (1935). Ohne Zweifel schließen sie sich zunächst feinbaulich den-

<sup>1</sup> Zuweilen treten diese Arkaden an gewöhnlichen Schlifffen erst in der Nähe größter Auslöschung deutlich hervor.

<sup>2</sup> Diese in gewöhnlichem Licht sichtbaren kleinsten Strukturstörungen, als kleinste „Interglobularräume“ anzusprechen, sind bereits von OWEN (1840/45) und CZERMAK (1850) gesehen worden. Bei OWEN findet man nämlich auf Tafel 123 und 119a Zeichnungen, aus denen hervorgeht, daß der Autor die bogenförmigen Abgrenzungen der genannten Strukturen im Zahnbein vom Menschen und vom Schimpanse auf radialen Längsschliffen gesehen hat. Ähnlich gibt CZERMAK (a. a. O.) gebogene Linien im Zahnbein an, die als die scharfen Ränder der »Halbmonde« anzusprechen sind.

<sup>3</sup> Im Dentinschnittpräparat sind Spuren der »Halbmonde« färberisch noch nachzuweisen. KORTE [Z. Zellforsch 15 (1932)] fand bei Färbung bzw. Imprägnation des entkalkten Dentins arkadenförmige Strukturen, die er allerdings nicht zu deuten vermochte. Nachträglich haben LEHNER und PLENK [Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen. Bd. 5, Tl. 3, Abb. 86. 1936] diese Erscheinung an gefärbten Schnitten in gewöhnlichem Licht ebenfalls abgebildet und sie mit Kugelschalenausbreitung der Kalksalze erklärt.

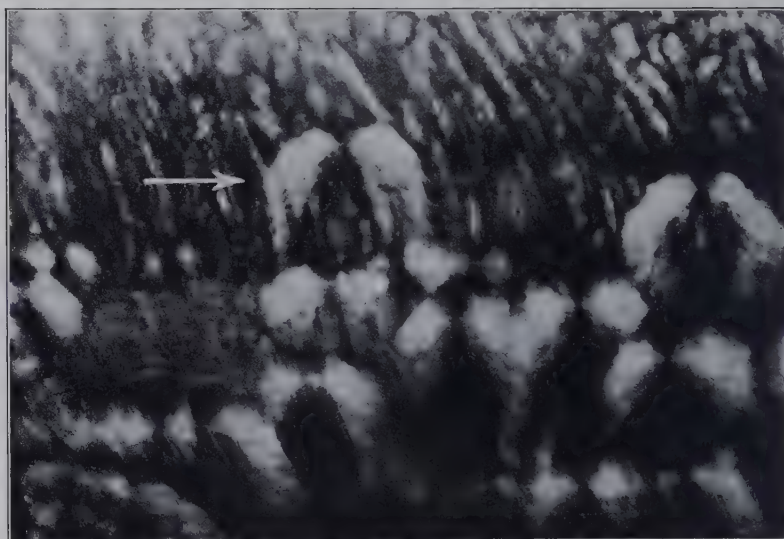


Abb. 3. Stärkere Vergrößerung eines Teils (links oben) der Abb. 2 nach Beseitigung der kollagenen Substanz durch Auskochen in Glycerin-Kalilauge (vgl. Text). Die Halbmonde jetzt als hellere Gebiete auf dunklem Grund: unbeeinflusste Doppelbrechung der Mineralsalze. Präparat in Kanadabalsam. Vergr. etwa 230:1.

jenigen Calcosphaeriten an, die als Ursache des gelegentlich stark kugelig ausgebildeten Dentins (»Globulardentin«) sichergestellt sind [A. KEIL (1934)]. Der Feinbau einer solchen idealen Dentinkugel ist in Abb. 4 schematisch wiedergegeben.

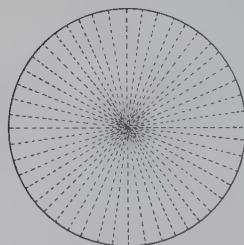


Abb. 4. Schema der Lagerung der Kalkkristallite in einer der Dentinkugeln der Globulardentinzone. (Vollständige Calcosphaeriten).

Sphaeritische Ausfällung von Kalk kann im allgemeinen als eine schnell zustande gekommene Verkalkungsart angesehen werden. Vielleicht spielt dabei auch die mehr oder weniger große Strukturbeanspruchung eine Rolle. Wie ich früher beschrieben habe, sind die »Halbmonde« durchgehend nach dem Zahnbeininnern hin »offen«, und zwar stets senkrecht zur jeweiligen Ablagerungsschicht, die meist als schwache Streifung zu erkennen ist (vgl. Abb. 1). Die so entstandenen parabelförmigen Gebilde geben zu der Deutung Veranlassung, daß die vorhandene sphaeritische Verkalkungstendenz nur teilweise zur Auswirkung kommt, dann dem orientierenden Einfluß der kollagenen Fibrillen [vgl. W. J. SCHMIDT (1932/33) über Knochenfeinbau!] erliegt, um



bei der weiteren schubweisen Verkalkung um neue Zentren wieder aufzutreten, usw.

Das menschliche Zahnbein hat sehr große dieser »partiellen Calcosphaeriten«. Nach meinen Messungen (an kollagenfreien Schliffen in polarisiertem Licht) beträgt der Querdurchmesser durch die breiteste Stelle eines solchen parabelförmigen Gebildes (vgl. Pfeilrichtung in Abb. 3) maximal zwischen 50 und 75  $\mu$ . Schon in dem dauernd wachsenden Eckzahn (Hauer) des männlichen Hausschweins finden sich sehr viel kleinere Halbmonde und entsprechende »Halbsphaerite«.



Abb. 5. Unbehandelter Dünnschliff aus dem Bereich nahe der Schneidekante eines (unteren) Nagezahns vom Hamster (*Cricetus*). Gewöhnliches Licht, Vergr. 32:1.

Die normal entwickelten, in Gebrauch stehenden Nagerincisiven aber scheinen von derartigen sphaeritischen Kalkablagerungen erstaunlicherweise fast völlig frei zu sein. Abb. 5 zeigt einen unbehandelten Dünnschliff aus dem Bereich der Schneidekante eines Nagezahns vom Hamster in gewöhnlichem Licht, Abb. 6 die gleiche Stelle in polarisiertem Licht. Auch bei stärkerer Vergrößerung lassen sich charakteristische Halbmonde auf solchen Dünnschliffen nicht auffinden. Dies bestätigt sich auch, wenn man einen Nagezahnschliff nach dem oben genannten Verfahren auskocht und erneut untersucht, nachdem man den Schliff noch mit einem Imbibitionsmittel gleicher oder ähnlicher Brechzahl durchtränkt hat, um Formdoppelbrechung möglichst auszuschalten. Es zeigt sich dann, in deutlichem Gegensatz zum menschlichen Dentin, eine fast vollkommen gleichmäßige Doppelbrechung des Nagezahnschliffs (Abb. 7); (auch in gewöhnlichem

Licht sind lediglich die Dentinkanälchen als histologische Elemente zu erkennen).

Die nähere Untersuchung der Doppelbrechung ergibt Folgendes: Die unbehandelten, labial-lingual verlaufenden mittleren Längsschliffe von Zähnen der verschiedenen Nager zeigen im Zahnbein

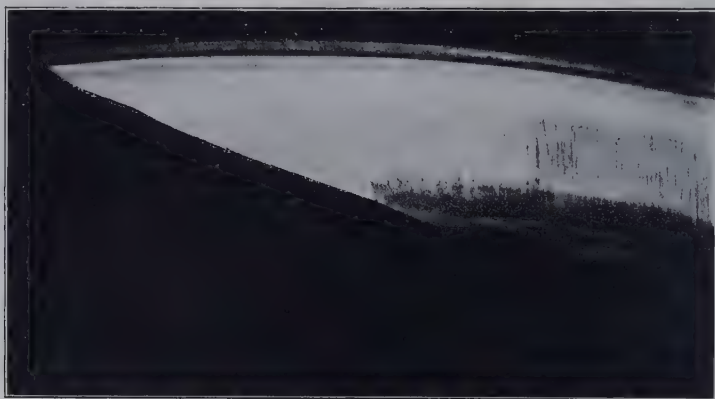


Abb. 6. Gleiche Stelle wie in Abb. 5 in polarisiertem Licht. Man bemerkt keine Halbmonde. Nikols  $\times$ .



Abb. 7. Gleiche Stelle wie in Abb. 5 und 6, in fibrillenfreiem Zustand; mit Xylol imbibiert, in polarisiertem Licht.

gleichmäßig negative Doppelbrechung in bezug auf die Dentinkanälchen (also positive in bezug auf die Richtung der kollagenen Fibrillen). Nach dem Entkollagenisieren der Schliffe konstatiert man hinsichtlich der Kanälchenrichtung abgeschwächte und dem Charakter nach positive Doppelbrechung. Entkalkt man einen Nagezahnschliff, so findet man in günstigem Medium die starke positive und ziemlich gleichmäßige Fibrillendoppelbrechung noch allein vor.

Das Dentin von Nagezähnen der von mir untersuchten Simplidentaten (Maus, Ratte, Eichhörnchen, Schläfer, Hamster, Nu-

tria) und des Kaninchens weist durchgehend keine Halbmonde auf und besitzt im fibrillenfreien Zustand keine oder nur verschwindend geringe sphaeritische Verkalkung. Dies bezieht sich in gleicher Weise auf den konvexen wie auf den konkaven Teil des Zahnes. Für den Nagezahn gilt also ganz allgemein das von mir (1937) zunächst unter bewußter Außerachtlassung einer etwa hinzukommenden sphaeritischen Verkalkung gegebene Strukturschema (umgezeichnet in Abb. 8): Die Kalkkristallite verlaufen mit ihrer Längserstreckung in der Hauptsache den kollagenen Fibrillen parallel.

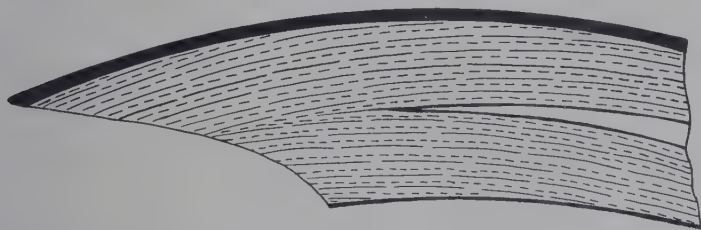


Abb. 8. Allgemeines Schema der vorherrschenden Lagerung der kollagenen Fasern und der mineralischen Kristallite im normalen Dentin des Nagezahns im Bereich der Schneidekante (diese links). Langgestrichelt die Fibrillen, kurzgestrichelt die mineralischen Kristallite. Die schwarze Außenschicht oben deutet den Schmelz an.

Für den Bereich der dauernden Dentinneubildung (Praedentinzone) dürfte allerdings eine mindestens teilweise kugelige Kalkausfällung auch beim Nagezahn vorhanden sein<sup>4</sup>. Eine polarisationsoptische Untersuchung darüber an größerem Material steht jedoch noch aus. Die bisherigen Befunde würden dafür sprechen, daß Umbauvorgänge innerhalb des Mineralanteils in der Zeit zwischen der Dentinbildung und seiner Abnutzung stattfinden, und zwar dergestalt, daß eng zusammenliegende kleine Kugeln zu homogener Verkalkung verschmelzen.

Die Neigung zur sphaeritischen Verkalkung beim Nagezahn scheint ferner unter gewissen pathologischen Umständen dauernd die Oberhand zu behalten<sup>5</sup>.

Zusammenfassend ergibt sich, daß in der anorganischen Dentinegrundmasse des in Funktion stehenden normalen Nagezahns in besonderem Maße die Neigung zur Ausrichtung der mineralischen Kristallite parallel den kollagenen Fasern vorhanden ist, während das Dentin der meisten übrigen bisher in

<sup>4</sup> Vgl. auch SCHOUR and STEADMAN, Anat. Rec. 63 (1935).

<sup>5</sup> Vgl. SCHOUR and SMITH, Univ. Arizona, Agr. exp. Station, Techn. Bulletin Nr. 52 (1934). Ferner SPRETER, Dtsch. Zahn-, usw. Heilk. 3 (1936).

dieser Hinsicht geprüften Säuger<sup>6</sup> und insbesondere das menschliche Dentin weitgehend sphaeritische Verkalkung aufweist und ständig beibehält. Die Sonderstellung des Nagezahndentins in feinbaulicher Hinsicht dürfte durch die eigentümliche Funktion des Nagezahns mit zu erklären sein: Es handelt sich vermutlich um eine funktionell besonders beeinflusste Struktur der Dentingrundmasse im submikroskopischen Bereich.

Als eine allgemeine Folgerung ergibt sich hieraus, daß Nagezahndentin und menschliches Dentin, zum Beispiel bei Ernährungsversuchen mit humanmedizinischer Zielsetzung, infolge ihres teilweise verschiedenen Feinbaues nur unter gewissen Einschränkungen verglichen werden können.

### Literatur.

CAPE, A. T. and KITCHIN, P. C., Histologic phenomena of tooth tissues as observed under polarized light; with a note on the roentgenray spectra of enamel and dentin. J. Amer. dent. Assoc. **17** (1930). — KEIL, A., Über Doppelbrechung und Feinbau des menschlichen Zahnbeins. Z. Zellforschg **21** (1934). — Über den Feinbau der harten Zahnsubstanzen nach Untersuchungen in polarisiertem Licht. Dtsch. Zahn-, usw. Heilkde **2** (1935). — Mikroskopie der Zähne in gewöhnlichem und polarisiertem Licht. Mikrokosmos **29** (1936). — Bemerkungen zur Arbeit von DIENER: Kalk-Vitamin-Therapie mit Calcipot »D« bei experimenteller Rattenrachitis. Dtsch. Zahnärztl. Wschr. **40**, Nr. 30 (1937) — SCHMIDT, W. J., Der Feinbau der anorganischen Grundmasse des Knochengewebes. Ber. oberhess. Ges. Natur- u. Heilkde., Naturwiss. Abt., Gießen **15** (1932/33). — Bedeutung und Herstellung kollagenfreier Knochenschliffe. Z. Mikrosk. **49** (1933).

20. Herr Dr. M. B. MIRZA (Aligarh):

Leiter des Zoologischen Instituts, Muslim University, Aligarh, U. P., Indien.

### Behandlung des Medina-Wurms in Indien.

Shorapur ist eine historische Stadt mit einer Einwohnerzahl von 15000. Sie liegt unter dem 16. bis 17. Breitengrad im süd-westlichen Teil des Haiderabad-Staates. Das Land ist felsig und arm an Wasser, besonders im Sommer. Es gibt dort viele Quellen, aber sie enthalten wenig Wasser.

Die Leute nehmen das Wasser in beide Hände und schlürfen es in den Mund. Die kleinen *Cyclops*, die man in einem klaren Glas Wasser kaum sehen kann, werden dabei in Unmengen geschluckt. Verschiedene von den Leuten, die den Medina-Wurm in den Beinen haben, sitzen oft für lange Zeit an der Quelle (die Beine im Wasser),

<sup>6</sup> Außer dem Stoßzahndentin des Elefanten usw., wo andere Faktoren mit-spielen.



um sie abzukühlen, was ihnen dann vorübergehend die brennenden Schmerzen erleichtert. So wie das Wasser den Wurm berührt, platzt die Cuticula (Oberfläche) des letzteren, und all die Larven entleeren sich ins Wasser. Auf diese Weise werden die Zwischenwirte, nämlich die *Cyclops*, infiziert. So geben die Patienten Möglichkeiten, die der Medinawurm für seine Vermehrung beansprucht.

Eine andere kleine Quelle mit dem Namen Reodigund liegt außerhalb der Stadt. Als ich sie am 27. August 1932 besuchte, fand ich eine Unmenge von *Cyclops*, die sich aktiv auf der Oberfläche des Wassers bewegten. Das Wasser war tiefblau, und die darin schwimmenden winzigen, weißen und halbdurchsichtigen Tierchen boten einen interessanten Anblick. Die Anzahl der *Cyclops* in einem Glas voll Wasser betrug 5 in 15 cm<sup>3</sup> Wasser.

Die Dorfbewohner kamen, ihr Morgenbad zu nehmen, fürchteten sich aber, zu baden, da die Regierung angeordnet hatte, daß die Quelle von Leuten, die an Dracontiasis erkrankt waren, nicht benützt werden dürfe. Nachdem einige von den Badenden glücklicherweise nicht an dieser Krankheit litten und ich gerne einen Film über ihre Gewohnheiten aufnehmen wollte, bekamen vier von ihnen die Erlaubnis erteilt, alles das zu tun, was sie sonst unbeobachtet tun würden. Zwei von den Leuten fingen an, ihre Kleider zu waschen, und die beiden andern sprangen ins Wasser, um sich zu erfrischen. Sie schwammen nach allen Seiten, nahmen das Wasser in den Mund, um es dann wieder auszuspucken, oder es ab und zu auch mit all seinem reichen Inhalt zu schlucken. Wie viele der *Cyclops* bei jedem Untertauchen geschluckt werden, zeigt sich erst im nächsten heißen Wetter, wenn nach 10 oder 14 Monaten das reife Weibchen von *Dracunculus medinensis* aus ihren Körpern zum Vorschein kommt. Ungefähr 95% der Einwohner leidet an dieser Krankheit (Dracontiasis).

Die Einheimischen legen den Wurm mit einer bemerkenswerten Geschicklichkeit frei. Wenn der Kopf des Wurmes auf der Hautoberfläche noch nicht sichtbar ist, ziehen sie die Haut des Patienten mit einer Nadel hoch, und zwar an einer Stelle, die weit vom Kopfende entfernt liegt und schälen sie mit einem Rasiermesser ab. Sie machen einen Einschnitt — ca. 0,5 cm lang — und schneiden einen Teil des unten liegenden Muskels aus; dann ziehen sie den Wurm mit der Nadel in Form eines umgekehrten U hoch. Danach massieren sie mit der einen Hand die Muskeln, wo der andere Teil des Wurmes liegt, und mit der andern Hand ziehen sie den Wurm heraus. In ungefähr drei Minuten ist das Schwanzende,

das frei liegt, aus dem Körper herausgezogen, aber der Kopf leistet einen kleinen Widerstand. Sofern der Wurm im Bein liegt, soll der Patient etwas laufen. Durch die Tätigkeit der Muskeln wird das Kopfbende gelockert, und der Rest kann herausgezogen werden. Manchmal sind auch Umschläge nötig, oder die Haut wird an der Stelle, wo das Kopfbende liegt, mit Benzin eingerieben. Diese Behandlung scheint den Wurm zu reizen, der sich dann zurückzieht. Dabei lockert sich der Kopf im Bindegewebe der Haut und macht sich eine Öffnung für den Austritt.

Wenn die Patienten sich nicht rechtzeitig operieren lassen, entsteht unter starkem Juckreiz nach etwa drei Tagen ein bösartiges Geschwür, das brennende Schmerzen verursacht. Nach einigen Tagen bricht das Geschwür auf und aus der offenen Wunde schaut der Kopf des Parasiten (ca. 2 mm lang) heraus. Oft kratzen die Patienten mit ihren langen Nägeln an der Blase, die dann platzt und eiterig wird. Der befallene Teil des Körpers schwillt an und die Krankheit, sonst nicht tödlich, nimmt einen gefährlichen Ausgang.

Eine Operation kann nicht vorgenommen werden, wenn der Wurm schon unter der Haut hervorgekommen ist. In diesem Falle muß er auf ein Holzstäbchen täglich Stück für Stück aufgerollt werden, für eine Zeit, die sich oft über mehr als zwei Wochen hinauszieht.

(Ein Film wurde vorgeführt.)

21. Herr Prof. E. REICHENOW (Hamburg):

### Entwicklungsgeschichte und verwandtschaftliche Beziehungen der Piroplasmen.

Diejenigen Forscher, die sich um die Aufklärung des Entwicklungsganges der Piroplasmen bemüht haben, gingen gewöhnlich von der vorgefaßten Meinung aus, daß diese Organismen den Malariaparasiten nahestehen und daß sich daher auch bei ihnen der typische Entwicklungsgang der Telosporidien müsse auffinden lassen. Erschwert werden solche Untersuchungen noch durch gewisse technische Schwierigkeiten bei der Bearbeitung der übertragenden Zecken, durch eigenartige Zellbilder, die bei der intrazellularen Verdauung und bei der Metamorphose der Zecken auftreten und durch die regelmäßig vorhandenen Symbionten. Zell-

einschlüsse und Zelldegenerationsbilder, sowie auch die Symbionten, sind verschiedentlich von den Autoren in den Zeugungskreis der Piroplasmen hineingedeutet worden. Als ich vor einigen Jahren gemeinsam mit meinem Mitarbeiter REGENDANZ an die Untersuchung der Entwicklung von *Babesia canis* ging, erschien mir daher ein gleichzeitiges gründliches Studium der intrazellulären Symbiose bei den Zecken erforderlich, das in einer Arbeit meiner damaligen Schülerin L. MUDROW geliefert wurde.

Auf Grund der Vermehrungsweise im Körper des Säugetieres teilen sich die Piroplasmen in 2 Gruppen, die ich mit den Gattungsnamen *Babesia* und *Theileria* bezeichne, ohne in Erörterung der von verschiedenen Autoren vorgenommenen Aufteilung in zahlreiche Gattungen einzugehen. Die Babesien, zu denen z. B. der weltweit verbreitete Erreger des Texasfiebers der Rinder gehört, vermehren sich in den roten Blutkörperchen durch Zweiteilung, wobei aus einem amoeboiden Organismus 2 birnförmige entstehen. Das führt zu massenhafter Zerstörung der Erythrocyten, zu hochgradiger Anämie und Hämoglobinurie. Bei den Theilerien, deren wichtigster Vertreter der Erreger des Küstenfiebers, gegenwärtig der bedrohlichsten Rinderseuche Ostafrikas, ist, sitzen die Vermehrungsstadien in den Lymphocyten in Form vielkerniger Gebilde, die man nach ihrem ersten Beobachter als KOCHSche Kugeln bezeichnet hat. Die in den Erythrocyten auftretenden winzigen Parasiten vermehren sich dagegen dort nicht weiter und führen auch nicht zur Zerstörung ihrer Wirtszelle. Das Krankheitsbild des Küstenfiebers ist infolgedessen ganz abweichend. Wir finden niemals Hämoglobinurie, dagegen schwere Schädigungen verschiedener Organe.

Zunächst sei der Entwicklungsgang der Babesien in der Zecke an Hand unserer Befunde bei *B. canis* kurz zusammengefaßt zum Vergleich mit der Entwicklung von *Theileria*, die ich im vergangenen Jahre in Ostafrika untersucht habe. Wenn die Babesien in den Darm der Weibchen von *Dermacentor reticulatus* gelangen, dann dringen sie in die Darmepithelzellen ein und vermehren sich dort durch eine Folge zahlreicher Zweiteilungen, wodurch es zu starken Anhäufungen in den betreffenden Zellen kommt. Alle Individuen verwandeln sich schließlich in gleitend bewegliche Würmchenformen, die aus der Darmwand in die Leibeshöhle übertreten, in das Ovar eindringen und die Eier befallen. Im Ei runden sich die Parasiten ab und teilen sich wenige Male. Während der Entwicklung der Nachkommenschaft der Zecke erfolgt keine Ver-

änderung mehr bis zu dem Zeitpunkt, wo die Babesien in die Speicheldrüsenzellen eindringen. Sobald die Zecke mit dem Blut-saugen beginnt, setzt eine Vermehrung der Parasiten in den Drüsenzellen ein, die durch zahlreiche Zweiteilungen zur Bildung eines großen Haufens winziger Individuen führt. Diese werden in das Lumen der Speicheldrüsenalveolen entleert und gelangen mit dem Drüsensekret in das Blut des Hundes.

Unsere Untersuchung hat seither noch durch SHORTT und durch BRUMPT eine Ergänzung gefunden, welche feststellten, daß die Entwicklung von *B. canis* nicht nur im Darm, sondern auch in Zellen der Leibeshöhle erfolgen kann. SHORTT fand ferner, daß bei der Hunde-*Babesia* außer der Übertragung durch die Nachkommen-schaft der Zecke auch Übertragung durch die gleiche Zeckengeneration vorkommt. Wenn nämlich eine Zecke schon als Larve oder Nymphe die Parasiten aufnimmt, so können diese nach erfolgter Vermehrung in die Speicheldrüsen des gleichen Individuums eindringen und beim nächsten Saugakt der Zecke ihre Entwicklung vollenden. Wie wir sehen, zeigen die Babesien in der Entwicklung keine Spur von Ähnlichkeit mit den Haemosporidien; es fehlt der für alle Telosporidien so typische Generationswechsel, und statt der gleichfalls für diese Klasse kennzeichnenden multiplen Teilungen kommt im Säugetier wie in der Zecke nur Vermehrung durch Zweiteilungen vor.

Im Gegensatz hierzu sehen die Vermehrungsformen der Theilerien im Säugetier, die schon erwähnten KOCHSchen Kugeln den Schizonten der Haemosporidien und Coccidien sehr ähnlich und sind auch allgemein als Schizonten aufgefaßt worden. Eine Klarstellung des Entwicklungsganges der Theilerien war daher von besonderem Interesse. Nach einer neueren Darstellung von COWDRY und HAM spielen sich bei dem Küstenfiebererreger *Theileria parva* die Vorgänge im Zeckendarm folgendermaßen ab: Die in den Blutkörperchen des Rindes enthaltenen Formen werden für männliche und weibliche Gameten gehalten, die nach Aufnahme in den Zeckendarm kopulieren sollen. Die Zygote dringt in die Darmwand ein, wächst dort stark heran, und verwandelt sich in ein langgestrecktes Gebilde, das als Ookinet bezeichnet wird. Der Ookinet wandert in die Leibeshöhle und von dort in die Zellen der Speicheldrüsen über. Dort rundet er sich ab und sein Kern verschwindet. Dieses als Sporont bezeichnete Stadium wächst zu einem großen kugeligen, sich sehr dunkel färbenden Gebilde heran, an dessen Oberfläche sich zahlreiche Knospen, die Sporoblasten,



abschnüren. In den Sporoblasten treten wieder unregelmäßige Chromatinmassen auf, die sich zu den Kernen der Sporozoiten differenzieren. Die aus den Sporoblasten hervorgehenden Sporozoiten liegen zuerst rings um den Restkörper desselben herum, später unregelmäßig durcheinandergemengt in der Wirtszelle, werden schließlich in das Lumen der Drüse entleert, und gelangen mit dem Speichel der saugenden Zecke in das Blut des Rindes.

Dieser Darstellung zufolge würde die Entwicklung im wesentlichen mit derjenigen der Malariaparasiten in der Mücke übereinstimmen. Nach meinen eigenen, in unserem alten ostafrikanischen Schutzgebiet ausgeführten Untersuchungen, liegen die Verhältnisse jedoch wesentlich einfacher. Überraschenderweise ergab sich, daß eine Entwicklung der von der Zecke aufgenommenen Theilerien in der Darmwand überhaupt nicht erfolgt. Die Autoren haben hier teils bei der intrazellulären Verdauung im Darmepithel entstehende Einschlüsse, teils auch Zelldegenerationsbilder, die im Zusammenhang mit der Metamorphose der Zecke auftreten, mißdeutet, wie die Übereinstimmung solcher auch in nicht infizierten Zecken auftretender Gebilde mit ihren Abbildungen beweist. Die Ookineten, die aus solchen Formen hervorgehen sollen, und die mit den würmchenförmigen Stadien der Babesien übereinzustimmen scheinen, habe ich niemals beobachtet und ich möchte vermuten, daß in dem Material der amerikanischen Autoren eine Mischinfektion mit einer *Babesia*-Art vorgelegen hat. Jedenfalls gehören diese Ookineten in den Entwicklungsgang der *Theileria* nicht hinein; denn, wie ich feststellen konnte, geht die Entwicklung in den Speicheldrüsen von denselben winzigen Parasiten aus, die beim Blut-saugen in den Zeckendarm aufgenommen werden, die dort zum größten Teil zugrunde gehen und nur vereinzelt durch die Darmwand in die unmittelbar anliegenden Drüsenzellen gelangen können. Damit entfallen auch die sogenannten Sporonten ohne nachweisbare Kerne, die beim Heranwachsen morulaartige Gestalt annehmen. Solche Gebilde sind zwar in den Speicheldrüsen vorhanden, doch haben sie mit der Infektion nichts zu tun. Sie treten auf, wenn die anfangs kleinen Zellen sich zu großen sezernierenden Drüsenzellen ausgestalten und sie stellen Stadien der Ausbildung des Sekretes dar.

Die Entwicklung der winzigen Theilerien in den Speicheldrüsenzellen beginnt erst, wenn die metamorphosierte Zecke einen Blutspender gefunden und an diesem zu saugen begonnen hat. Die Theilerien vermehren sich ebenso wie die Babesien durch

Zweiteilungen und verteilen sich zuerst einzeln zwischen den die Zelle dicht erfüllenden Sekrettröpfchen. Bei weiterer Vermehrung bilden sie zwischen diesen Tröpfchen immer größer werdende Anhäufungen. Früher oder später gibt die befallene Zelle ihr Sekret ab, und wir sehen dann zunächst die Parasiten um die verbleibenden Hohlräume ringförmig gelagert. Das sind die Bilder, die von COWDRY und HAM als die Bildung von Sporozoiten an der Oberfläche von Sporoblasten-Restkörpern gedeutet worden sind. Später verwischt sich dieses Bild, und wir finden die Parasiten, die nun zu ungezählten Tausenden die ganze Zelle anfüllen, gleichmäßig durcheinander gemischt. Das Kernchromatin, das während der Vermehrung als ein lockeres Häufchen erscheint, verdichtet sich am Ende zu einem kompakten Klümpchen, so daß die Kerne nunmehr noch wesentlich winziger erscheinen. Schließlich bricht die Wirtszelle auf und entleert ihren Inhalt in das Lumen der Drüse, von wo die Theilerien mit dem Speichel in die Saugwunde gelangen.

Die dem Rinde eingimpften Theilerien dringen in Lymphocyten ein, wo ihre Vermehrungsstadien in Form der als Schizonten aufgefaßten KOCHSchen Kugeln auftreten. Man findet diese Stadien zuerst in den stark anschwellenden Lymphdrüsen, später auch im Blut. In den üblichen nach GIEMSA gefärbten Trockenaustrichen fällt an ihnen ein sehr starker Unterschied in der Kerngröße auf. Die großkernigen Formen sind als Stadien der Agamogonie und die kleinkernigen als solche der Gamogonie gedeutet worden, eine Auffassung, der sich auch COWDRY und DANKS in ihrer neueren Untersuchung anschließen. Tatsächlich liegen die Verhältnisse so, daß in den großkernigen Stadien die einzelnen Kerne von sehr verschiedener Größe sind und daß außerdem auch noch Stadien mittlerer Kerngröße vorkommen. Ich habe mich davon überzeugt, daß tatsächlich nur eine einzige Vermehrungsweise stattfindet, und daß der Größenunterschied auf einem verschieden lockeren Bau der Kerne beruht. Die größten Kerne sind solche, die sich gerade in Teilung befinden; im Ruhestadium sind die Kerne wesentlich dichter und am Ende der Vermehrung ist das Chromatin zu einem kleinen Klümpchen zusammengedrängt, genau so, wie wir dies bei der Entwicklung in den Speicheldrüsen der Zecken beobachten. In Trockenausstrichen sind übrigens die Größenunterschiede stark übertrieben, da die Kerne, je lockerer sie sind, umsomehr auseinanderfließen. In feucht fixierten Präparaten ist die Differenz viel geringer. Daß nur eine Art der Ver-

mehrung vorkommt, wird dadurch bewiesen, daß am Ende der intrazellulären Vermehrung, wenn die Theilerien die Wirtszelle verlassen, immer nur eine Form zu beobachten ist, nämlich solche winzigen Parasiten mit kompakten Kernen, wie sie auch in den roten Blutkörperchen auftreten. Das Schicksal der freiwerdenden Parasiten hängt davon ab, in was für eine Zellart sie erneut eindringen. In den Lymphräumen stehen ihnen hauptsächlich Lymphocyten zur Verfügung, und in diesen können sie ihren Vermehrungsvorgang wiederholen. Mit fortschreitender Infektion werden mit Theilerien behaftete Lymphocyten auch in zunehmender Menge in die Blutbahn geschwemmt, und die dort frei werdenden Parasiten dringen in Erythrocyten ein, in denen sie zwar etwas heranwachsen, sich aber nicht vermehren können. Von ihnen können nur solche zur Weiterentwicklung kommen, die wieder von einer Zecke aufgenommen werden.

Es bleibt nur noch zu erörtern, ob die Vermehrungsstadien in den Lymphocyten wirklich Schizogonien sind. Zum Teil liegen sie in der Wirtszelle als scharf abgegrenzte vielkernige Protoplasmapartien, die ganz wie Schizonten aussehen. Das ist auch in feucht fixierten Präparaten sehr deutlich. Auch findet man infolge frühzeitiger Zerstörung der Wirtszellen zahlreiche freie KOCHSche Kugeln, die als einheitliche Protoplasmakörper mit zahlreichen Kernen erscheinen. Man findet aber ebenso häufig die Kerne mehr oder weniger unregelmäßig im Wirtszellkörper verteilt. Daß in diesen Fällen einkernige von einander getrennte Individuen vorhanden sind, wird besonders deutlich, wenn wir in Teilung begriffene von *Theileria* befallene Lymphocyten betrachten. Dabei zeigt sich, daß die im Protoplasma vorhandenen Kerne sich auf beide Tochterzellen verteilen, was natürlich nicht möglich wäre, wenn es sich um Bestandteile eines einheitlichen Schizonten handelte. Es ist nicht wahrscheinlich, daß Vermehrungsvorgänge, die zu demselben Endergebnis führen, sich auf 2 ganz verschiedene Weisen abspielen, und ich erkläre mir das Zustandekommen der scheinbaren Schizonten durch eine Reaktion der Wirtszelle. Es ist eine häufige Erscheinung, daß eine Zelle sich gegen einen Protoplasmaparasiten durch eine Art Abkapselung schützt; und als solche Abkapselung einer Protoplasmapartie mitsamt dem darin enthaltenen Parasiten fasse ich die KOCHSchen Kugeln auf.

Auf jeden Fall entfernt die Entwicklungsweise die Theilerien ebenso wie die Babesien von den Hämosporidien. Die Piroplasmen sind amoeboide Organismen, deren gewöhnliche Vermehrung die

Zweiteilung ist. Sie würden sich hierdurch am ehesten an die Rhizopoden anschließen. Für weitere phylogenetische Vermutungen haben wir keine Anhaltspunkte. Wenn wir die Zecken als die ursprünglichen Wirte auffassen könnten, so ließe sich damit rechnen, etwa unter Parasiten anderer Milben mit den Piroplasmen verwandte Formen aufzufinden. Der Entwicklungsgang dieser Parasiten in den Zecken spricht aber durchaus dafür, daß die Überträgerrolle der Arthropoden sekundär entstanden ist; denn Ort und Art der Vermehrung sind ganz allein darauf eingestellt, die Wiederinfektion des Säugetiers zu gewährleisten. Das kommt auch in der Verschiedenheit der Entwicklung von *Babesia* und *Theileria* zum Ausdruck. Bei den Babesien geht der Infektionsweg gewöhnlich durch die Nachkommenschaft der Zecke, und für manche Arten, wie z. B. den Texasfieber-Parasiten, ist dies der einzige mögliche Weg, da der Überträger eine einwirtige Zecke ist, die also die ganze Blutnahrung ihres Lebens von demselben Blutspender bezieht. Daher ist bei den Babesien eine Vermehrung im Darm oder anderen Organen der Mutterzecke notwendig, damit genügend Parasiten vorhanden sind, um die tausende von Eiern zu infizieren. In der Nachkommenschaft erfolgt eine erneute starke Vermehrung nur in den Speicheldrüsen und zwar erst dann, wenn die Zecke sich an dem Blutspender festgesetzt hat, dem die Parasiten dann mit dem Speichel eingepflegt werden. Dagegen erfolgt bei den Theilerien die Rückübertragung jeweils beim nächsten Saugakt der Zecke; hier genügt es also, daß wenige, theoretisch sogar nur einer, der in den Darm aufgenommenen Parasiten die Speicheldrüsen erreichen, damit die Zecke infektiös wird, und hier sehen wir die ganze Entwicklung in der Zecke auf die Speicheldrüsen beschränkt.

Anschließend Demonstration.

### Schrifttum.

BRUMPT, C.R. Soc. Biol. Paris **124** (1937) 928. — COWDRY u. DANKS, Parasitology **25** (1933) 1. — COWDRY u. HAM, Ebenda **24** (1932) 1. — MUDROW, Z. Parasitenk. **5** (1932) 138. — REGENDANZ u. REICHENOW, Arch. Protistk. **79** (1933) 50. — REICHENOW, Zbl. Bakteriол. I. Orig. **140**, Beih. 223 (1937). — SHORTT, Ind. J. med. Res. **23** (1936) 885.



22. Frl. Dr. MARIANNE STANISLAUS (München)

(Zoologische Staatssammlung, München)

und Dr. W. BÖHME (Rostock)

(Medizinische Röntgenabteilung, Rostock)

## Röntgenkinematographische Studien über Vogelatmung.

(Mit 1 Abbildung.)

Bei den Problemen der Atmung des Vogels stehen außer der Frage nach dem Weg der Atemluft zwei Fragen im Vordergrund des Interesses:

1. Die Frage der Bewegung der Luft in den Luftsäcken.
2. Die Frage, ob innerhalb der Vogellunge Ventile vorhanden sind, die den Luftstrom in bestimmte Bahnen lenken.

Mit Hilfe des modernen Verfahrens der Röntgenkinematographie habe ich auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. KRIEG und Herrn Prof. Dr. STRESEMANN mit Herrn Oberarzt Dr. BÖHME diese beiden Fragen untersucht. Der Frage nach dem Weg der Atemluft konnte mit dieser Methode leider nicht nachgegangen werden, da uns kein gasförmiger Stoff bekannt ist, der auf dem Leuchtschirm Schatten gibt.

Es ist eine anerkannte Tatsache, daß die Luftsäcke des Vogels eine Art von Blasebalgwirkung haben, die eine verstärkte Ventilation der Lunge und damit eine erleichterte und vermehrte Aufsättigung des Blutes mit Sauerstoff ermöglichen. Ebenso darf als bewiesen angenommen werden, daß sich die Luftsäcke, die sich im Thorax befinden, gleichzeitig mit ihm erweitern und verkleinern. Eine Unklarheit bestand über die Funktion der vorderen Luftsäcke bzw. der Teile der Luftsäcke, die außerhalb des Thorax liegen. Hier bestehen zwei widerstrebende Ansichten: Antagonismus-Synergismus. Schon PERRAULT führte 1689 der Pariser Akademie am eröffneten Vogelleib vor, daß sich die hinteren Luftsäcke erweitern, wenn sich die vorderen zusammenziehen und umgekehrt. Diese Ansicht wurde von SAPPEY und BRANDES bestätigt. Für die synchrone Bewegung der vorderen und hinteren Luftsäcke dagegen sprachen sich u. a. BAER, ROCHÉ, BETHE, VOSS, ZIMMER und DOTTERWEICH aus. Diese Ansicht galt in neuerer Zeit als so feststehend, daß DOTTERWEICH in seiner neuesten Arbeit über die Atmung der Vögel (1936) noch sagen konnte: »Die antagonistische Luftsackbewegung, die früher bisweilen angenommen wurde, aber

beim normalen Tier bestimmt nicht existiert, hat sich auch im Modellversuch als Unmöglichkeit erwiesen.«

Durch unseren Röntgenfilm sind wir zu folgender Feststellung gekommen:

Es besteht doch ein Antagonismus. Allerdings ergibt sich die Notwendigkeit, hier eine funktionelle Unterteilung zu machen, und nicht wie BRANDES zwischen vorderen und hinteren Luftsäcken zu unterscheiden, sondern, wie schon PERRAULT und SAPPEY vorschlugen, zwischen intrathorakalen Luftsäcken, die der Bewegung des Thorax folgen müssen, und extrathorakalen Anteilen der Luftsäcke, die

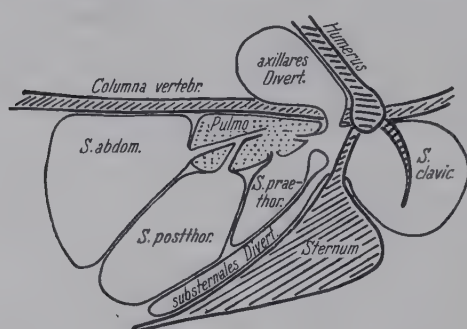


Abb. 1. Schematische Darstellung der Luftsäcke extra- und intrathoracal.

von den Bewegungen des Thorax nicht abhängig zu sein brauchen, sondern sich entgegengesetzt bewegen können. Bei der Ente z. B. bläht sich der extrathorakale Teil des clavicularen Luftsacks auf, wenn sich der Thorax verkleinert, er kollabiert während der Inspirationsbewegung. Bei Huhn und

Taube konnten wir dasselbe feststellen für die axillaren Divertikel des gleichen Luftsackes, in beiden Fällen besonders bei forcierter Atmung.

Unsere Feststellungen stimmen auch in andern Punkten nicht ganz mit der BRANDESSchen Theorie des Antagonismus überein. BRANDES nahm eine Schaukelbewegung des Sternums an. Das Bild auf dem Leuchtschirm jedoch zeigt, daß der Drehpunkt der Bewegung des Thorax das Coraco-Scapulargelenk ist. Ferner nahm BRANDES eine Reihe von Ventilen an, die den Luftstrom lenken sollen.

Hiermit komme ich auf die zweite diskutierte Frage, nämlich die, ob im Verlauf des Respirationstraktus der Vögel Ventile vorhanden wären, die den Luftstrom in bestimmte Bahnen lenken. Ebenso wie BRANDES, nehmen BETHE und VOSS z. B. solche Ventile an, während DOTTERWEICH und SCHARNKE ihr Vorhandensein verneinen. Wie ich schon bei der Wachsrekonstruktion nach Serienschnitten der Kolibrilunge feststellen konnte, sind innerhalb der Kolibrilunge keine Klappen vorhanden. Der Weg der

Atemluft wird hier einzig und allein bestimmt durch die Kalibrierdifferenzen und die Anordnung der Bronchien. Auf Grund unserer Injektionen mit flüssigen Kontrastmitteln vor dem Leuchtschirm muß die Annahme von Ventilen auch bei anderen Vögeln als unwahrscheinlich angesehen werden. In die extra- und intrathoracalen Luftsäcke injiziertes Kontrastmittel gelangt ohne weiteres auf den verschiedensten Wegen in die Trachea und umgekehrt, ohne daß dabei bestimmte Bezirke ausfallen, und zwar sowohl bei Inspirations- wie bei Expirationsbewegungen. Die Röntgenuntersuchungen von DOTTERWEICH finden sich also hiermit bestätigt.

Wir konnten jedoch eine andere Tatasche feststellen, nämlich eine Art Ventilwirkung der Halswirbelsäule auf den extrathorakalen Teil des clavicularen Luftsacks. Dieser Teil des clavicularen Luftsacks wurde bei der Ente z. B. nicht entfaltet gefunden bei der üblichen S-förmigen Krümmung der Halswirbelsäule, wie sie z. B. beim Sitzen, Laufen und Schwimmen eingehalten wird. Streckt sich der Hals, so wird dieser Teil des Luftsacks plötzlich gewissermaßen »eingeschaltet«, und fängt nun an, lebhaftere Volumschwankungen synchron mit der Atmung, jedoch im umgekehrten Sinne wie die intrathorakalen zu zeigen. Wie weit die Flugbewegungen und die Abduktion des Humerus auf die axillaren Divertikel desselben Luftsacks eine ähnliche Wirkung ausüben, soll noch genauer untersucht werden, besonders im Hinblick auf die verschiedenen Vogel- und Flugarten. Wir fanden die Entfaltung bei Huhn und Taube immer bei seitlich abgewinkelten Flügeln. Da die Entfaltung des clavicularen Luftsacks bei einer Stellung des Halses erfolgt, wie sie beim Fliegen und besonders beim Tauchen und Gründeln eingenommen wird, wird man sich überlegen müssen, ob nicht gerade durch diesen Antagonismus bei Tauchvögeln eine restlose Ausnutzung des in den Luftsäcken vorhandenen Sauerstoffes und eine Verlängerung der Tauchzeit überhaupt denkbar wird. Diese Feststellungen geben vielleicht Anregungen für weitere gasanalytische Versuche unter den oben beschriebenen Bedingungen.

Ich lege nun einen Teil meines Versuchsmaterials vor in Form unseres röntgenkinematographischen Films. Ich betone ausdrücklich, daß der Film noch in einer vorläufigen Fassung ist und wir ihn noch in mancher Hinsicht ergänzen werden. Wir werden das Hauptgewicht darauf legen, vergleichend zu untersuchen, ob die Erscheinungen, die wir vornehmlich bei der Ente festgestellt haben, auch bei andern Vogelarten zutreffen. Ich habe inzwischen

im Berliner Zoo die antagonistische Bewegung der Luftsäcke unter Wasser beim Pinguin während des Tauchens beobachtet.

### Film.

1. *Gallus domesticus*. Bewegung des knöchernen Thorax. Seitenlage.
2. *Columba domestica*. Stehend.
3. Atmung bei ängstlicher Erregung (»Hacheln«).
4. Luftwege von der Trachea aus mit Thorotrast injiziert.
5. Hintere Luftsäcke allein injiziert.
6. Lunge schattengebend, außerdem Milz und Leber, sowie Herzbinnenräume und Gefäße (Kontrastblut, BÖHME).
7. Antagonismus extra- und intrathorakaler Luftsäcke.
8. *Anas domestica*. Clavicularer Luftsack expiratorisch aufgebläht; kolabiert im Inspirium.
9. *Gallus domesticus*. Axillare Divertikel expiratorisch vergrößert.
10. *Anas domestica*. Nach Injektion mit Thorotrast.
11. *Anas domestica*. »Ein- und Ausschaltung« des extrathorakalen Teils des clavicularen Luftsacks bei Streckung und Beugung des Halses.

23. Herr Dr. W. LUDWIG (Halle a. S.):

## Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Evolution auf theoretischer und experimenteller Basis.

### I.

Die Meinungen über die Ursachen der Evolution des Tier- und Pflanzenreiches sind auch heute noch sehr geteilt, ja, es scheint geradezu, als ob wir einer Periode neuer heftiger Diskussionen entgegengingen. Für die meisten reinen Genetiker<sup>1</sup> scheint es zwar nur einen möglichen Evolutionsmechanismus zu geben, den Neodarwinismus, also das Zusammenwirken ungerichteter Mutabilität mit natürlicher Zuchtwahl. Solche Erbforscher indes, die sich nicht ausschließlich mit Genetik befassen, lassen vielmehr zumindest die Möglichkeit offen, daß es außer diesem noch andere Evolutionsmechanismen geben könnte (KÜHN, GOLDSCHMIDT u. a.). Innerhalb der Paläontologie, die seit langem die meisten Vertreter des sog. Lamarckismus<sup>2</sup> gestellt hat, zeigt man heute Neigung, die Befunde dieser Wissenschaft mit den Ergebnissen der Genetik

<sup>1</sup> Zum Beispiel: TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, DOBZHANSKY, MORGAN-Schule, einschließl. der Biomathematiker: FISHER, HALDANE, WRIGHT; ferner vgl. im Literaturverzeichnis viele der an »A discussion...« beteiligten Autoren.

<sup>2</sup> Über den Sinn, in dem dieser heute etwas unscharfe Begriff hier und im folgenden gebraucht wird, vgl. S. 186.



in Einklang zu bringen, was eine leichte Schwenkung zur Zucht-wahllehre hin bedeutet (SCHINDEWOLF), während man an anderer Stelle (BEURLÉN) in dem Worte »Umkonstruktion« einer neuartig-lamarckistischen Ansicht<sup>2</sup> begegnet. Von BÖKER wurde das gleiche Wort in etwas anderem (und zwar »stärker« lamarckistischem) Sinne in die Zoologie eingeführt, und hier treffen wir heute auch von philosophischer wie von weltanschaulicher Seite her (UEXKÜLL, HILDEBRANDT u. a.) mancherlei Ansichten, die dem ursprünglichen Psycholamarckismus sehr nahe stehen. Man stellt z. B. dem sinnlosen Kampf ums Dasein die schöpferische Natur gegenüber, oder möchte nicht zugeben, daß das organische Weltbild oder der Mensch oder eine Menschenrasse mit Heldenmut, Ehrgefühl und Idealismus das »mechanische Produkt« »blinden Zufalls« sein könne. Schließlich mag einerseits darauf hingewiesen werden, daß es wohl keinen Paläontologen gibt, der die Befunde seiner Wissenschaft rein selektionistisch erklären zu können glaubt, andererseits auf die antidarwinistische, aber nicht rein lamarckistische »Nomogenesis« (1924/26) des Russen BERG und schließlich auf das jüngst erschienene Buch von ZIMMERMANN (1938).

Die folgenden Ausführungen versuchen (unter Verweis auf ausführlichere Veröffentlichungen<sup>3</sup>) in Kürze nachzuweisen, daß trotz der bisherigen Fehlschläge Experimente notwendig sind, welche auf Feststellung nicht-selektionistischer Evolutionsvorgänge abzielen. Über die ersten Ergebnisse eines derartigen Versuches soll gleichzeitig kurz berichtet werden.

## II.

Wenn es eine Evolution gibt, muß es auch Erbänderungen gegeben haben und noch geben, und da die Erbmasse jeder Zygote sicher außerordentlich klein ist und nur aus einer endlichen Zahl von Molekülen besteht, ist jede echte Erbänderung ein Erbsprung; wir können daher statt Erbänderung ruhig das Wort »Mutation« gebrauchen, und uns ferner im folgenden auf die sog. Genmutationen beschränken, da für die anderen Sorten von Mutationen<sup>4</sup> nach sinn-gemäßen Änderungen Entsprechendes gilt.

Die verschiedenen stammesgeschichtlichen Theorien unterscheiden sich nun grundsätzlich durch die Auffassung, die man über die Mutabilität der Arten und Rassen hegt. Es sind im

<sup>3</sup> LUDWIG (1938a), (1938b), (1938c); BEHRENDT (siehe Literaturverzeichnis).

<sup>4</sup> Chromosomen-M. (= Translokationen usw.), Genom-M. (= Polyploidie usw.), Plastidom- und eventuelle Plastom-Mutationen.

wesentlichen vier verschiedene Meinungen denkbar, die wir im folgenden aufzählen und die zugleich dartun, daß Darwinismus und Lamarckismus keine unüberbrückbaren Gegensätze sind, sondern, daß sie gewissermaßen Endglieder einer Reihe darstellen, zwischen denen ein gradueller Übergang denkbar ist. Wir unterscheiden:

a) Ungerichtete Mutabilität (Neodarwinismus). Man kann heute annehmen, daß ein Gen einen Komplex von etwa 1000 bis 100000 Atomen darstellt, dessen Wirkung auch von der übrigen Erbmasse, insbesondere aber von der seiner unmittelbaren Umgebung abhängt (Lage-Effekt). Dieser Atomkomplex ist sicher sehr stabil, immerhin aber wird sich ab und zu bei einer der sich dauernd wiederholenden Selbstreproduktionen des Gens ein »Unfall« ereignen: ein Wechsel zu einem anderen ungefähr gleich stabilen Zustand, den man sich etwa als eine Art »intramolekularer« Umlagerung vorstellen kann, oder so, daß eine neue oder eine modifizierte »Seitenkette« gebildet wird. Ein derart mutiertes Allel wird in der Mehrzahl der Fälle die Lebensfähigkeit der Zygote herabsetzen, am Keim oder am fertigen Lebewesen Mißbildungen hervorrufen, zumindest also irgendwie die Eignung<sup>5</sup> des Individuums vermindern. (Zu diesen Defektmutationen gehören die meisten der bisher, besonders bei *Drosophila*, bekannt gewordenen Erbänderungen<sup>6</sup>.) Ab und zu aber wird, sozusagen als Glück im Unglück, ein sich günstig auswirkender »Unfall« darunter sein, eine Mutation, die innerhalb der jeweiligen Umweltbedingungen ihre Träger im Kampf ums Dasein gegenüber den bisherigen Artgenossen bevorteilt. Eine solche Mutation, bzw. das ihr zugrundeliegende Allel, wird sich dann mit Hilfe der Selektion über die Art verbreiten, wird zur Evolution beitragen. Die Hypothese von der ungerichteten Mutabilität fordert nun, daß nicht nur die Defektmutationen sich nach allen Richtungen hin auswirken (d. h. die verschiedensten äußeren, inneren oder physiologischen Merkmale betreffen), sondern, daß Gleiches auch für jene Erbänderungen gilt, die nicht absolut negativen Charakter besitzen, die also ihrem Träger in irgendwelcher Umwelt doch förderlich sein könnten; und sie nimmt weiter an, daß diese nicht rein negativen Mutationen einigermaßen gleich häufig sind. Die

<sup>5</sup> Über die Definition dieses Begriffes vgl. S. 186 und LUDWIG (1938a, b).

<sup>6</sup> Jede Defektmutation ist immerhin wichtig, weil sie die Existenz eines Wildallels anzeigt; denn andererseits beweist die fast ausnahmslos letale Wirkung auch kleinster Chromosomenstückverluste die Notwendigkeit aller Wildallele.

Selektion hätte dann die Aufgabe, nach Ausschaltung der Defektmutanten aus der Mannigfaltigkeit des Gebotenen das relativ zur jeweiligen Umwelt Geeignetste auszulesen.

b) Autonome gerichtete Mutabilität. Die eben geschilderte Ungerichtetheit hat indessen noch ein anderes Gesicht. Sie ist zunächst etwas Relatives, nämlich relativ zur jeweiligen Erbmasse. Eine Schnecke wird andere Mutationen hervorbringen als eine Fliege oder ein Vogel, und umgekehrt neigen Arten mit ähnlicher Erbmasse zu ähnlichen Mutationen (Gesetz der »Parallelvariation«<sup>7</sup>). Man kann also sagen, daß jede Erbmasse nur Erbänderungen hervorbringt, die ihr gemäß sind, und den Gegnern der Zufallsthéorie entgegenhalten, daß die Selektion nichts Neues schafft, sondern aus dem nur ausliest, was ihr vom »schöpferischen« Organismus geboten wird. Von dieser Betrachtungsweise ist nur ein Schritt zur autonomen gerichteten Mutabilität, wie man sie neuerdings z. B. bei BERG oder (z. T.) bei GROSSER findet. Jede Erbmasse könnte, außer den zu erwartenden reinen Verlustmutanten, die in keiner Umwelt positiven Selektionswert erlangen würden, nur sehr wenig Erbänderungen hervorbringen, die überhaupt »verwertbar« wären, vielleicht oft nur eine einzige. Die Selektion müßte sich dann darauf beschränken, die Art von den Defektmutanten dauernd zu säubern (was sie nachgewiesenermaßen auch tut) und das einzig Positive, das ihr geboten wird (bzw. aus dem Wenigen das Beste) auszulesen. Hier gibt es also auch keine relative Richtungslosigkeit mehr. Die passive Rolle der Selektion tritt deutlich hervor, alles »evolutorisch Bedeutsame« ist Produkt des »schöpferischen Organismus«. Es ist andererseits auch durchaus vorstellbar, daß z. B. der ein Gen darstellende Atomkomplex nur zu Umlagerungen bestimmter Art »neigt«, als Folge seines Aufbaues und seiner physiko-chemischen Umgebung, möglicherweise auch aus sonstwelchen »eigengesetzlichen« Gründen.

c) Induzierte nicht-korrelierte Mutabilität. Bisher wurde angenommen, daß die Umwelt, d. h. also die Mikroumgebung  $u$  der Erbmasse sowie deren weitere Umgebung  $U$  (Soma; Lebensweise, Geschichte, äußere Umwelt des Individuums) keinen oder zumindest keinen richtenden Einfluß auf die Mutabilität ausübt. Letzteres könnte aber durchaus der Fall sein, d. h.  $u$  und  $U$  könnten das Entstehen gewisser Mutationen auslösen oder zumindest fördern, wobei indes zwischen auslösendem Faktor und

<sup>7</sup> Vgl. die Zusammenfassungen (Tabellen), bez. zoologischer Objekte bei BERG und HALDANE, bez. botanischer Objekte bei ROEMER.

phänotypischer Auswirkung keinerlei Korrelation bestehen soll. Solches wäre etwa der Fall, wenn höherer Salzgehalt bei Meereskrebsen Mutationen zu dunklerer Körperfarbe auslöste oder Übergang zur bestimmter Körnernahrung bei Vögeln eine Reduktion des Flugvermögens. Derartiges ist durchaus vorstellbar: jedes Gen muß sich ja vor jeder Teilung verdoppeln, also die hierzu notwendigen Stoffe aus seiner Umgebung aufnehmen, und diese könnte durch  $U$  in solcher Weise verändert sein, daß mit bestimmter Häufigkeit gewisse Aberrationen eintreten müssen. Das ist noch kein Lamarckismus, wohl aber könnten ab und zu lamarckistische Effekte auf diese Weise zustande kommen. Ja es könnten sogar alle lamarckistischen Erscheinungen auf dieser unkorrelierten induzierten Mutabilität beruhen, weil man eben vielleicht besonders jenen Erbänderungen Beachtung schenkt, die (wenn auch nur zufälligerweise) korreliert erscheinen (d. h. im gegebenen Zeitpunkt gerade »zweckmäßig« sind).

d) Induzierte korrelierte Mutabilität (Lamarckismus). Sie bedeutet die Induktion vorzugsweise oder ausnahmslos solcher Mutationen, die innerhalb der jeweiligen Umwelt ( $u + U$ ) einem »Bedürfnis« entsprechen, sich also vorteilbringend auswirken und daher stets die Eignung erhöhen. Sobald Derartiges vorliegt, sprechen wir von einem lamarckistischen Tatbestand, ungeachtet, wie er zustande gekommen sein mag. Ob es solche wirklich gibt, ist ungewiß; noch problematischer ist, wie sie eventuell zustande kommen mögen; immerhin aber ist auch ihr Entstehen vorstellbar [vgl. PLATE (1936)<sup>8</sup>, MARTIN u. a.]. Unter diese lamarckistischen Tatbestände fallen die Vererbung erworbener Eigenschaften, die direkte Bewirkung, sowie die aktiven Umkonstruktionen im Sinne BEURLENS<sup>9</sup> und BÖKERS<sup>9</sup>.

### III.

Die Selektion, der zweite Hauptfaktor aller evolutorischen Theorien, ist dadurch gekennzeichnet, daß sie Rassen oder Individuen minderer Eignung<sup>10</sup> zugunsten solcher mit höherer Eignung allmählich ausmerzt. Daß sie zumindest insofern dauernd am Werke ist, als sie die Rassen von den Defektmutanten säubert,

<sup>8</sup> Vgl. hiervon besonders jenen Teil, der vom Verf. in Ber. wiss. Biol. 39 (1936) 422 referiert wurde.

<sup>9</sup> Über den Unterschied vgl. u. a. LUDWIG (1938b, c).

<sup>10</sup> Über den exakten Begriff der Eignung vgl. LUDWIG (1938a, b); von zwei koexistierenden Rassen besitzt diejenige die größere Eignung, von der pro Elter mehr Nachkommen zu erfolgreicher Fortpflanzung gelangen.



wurde bereits erwähnt. Zu untersuchen bleibt, inwieweit sie am evolutorischen Fortschritt beteiligt ist. Man kann in Kürze 4 Feststellungen machen:

1. Der Neodarwinismus (vgl. IIa) darf nur mit den üblichen Mutationsraten rechnen, für die als Durchschnitt der Wert  $10^{-6}$  (d. h. ein Gamet mit dem mutierten Allel  $\alpha^*$  auf 1 000 000 mit dem alten Allel  $\alpha$ ) keineswegs niedrig ist<sup>11</sup>. Andererseits sind die in Betracht kommenden Eignungsunterschiede (Selektionsvorteile) recht klein<sup>11</sup>. Dann aber erhebt sich die Frage, ob die phyletischen Zeiträume überhaupt ausgereicht hätten, die bisherige Evolution auf rein selektionistischer Basis zu erklären. Neuerliche Berechnungen des Verf.<sup>11</sup> zeigen, daß bei Rezessivität des bevorteilten Allels zwar gewisse zusätzliche Annahmen notwendig werden, daß aber ernstliche Bedenken gegen die Möglichkeit einer rein neodarwinistischen Evolution von dieser Seite her nicht erhoben werden können.

2. Andererseits kann die Selektion nur die Häufigkeit solcher Mutanten steigern, die die Eignung erhöhen. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein mit der Anfangshäufigkeit  $10^{-6}$  entstandenes selektionistisch neutrales Allel sich einmal über eine Population von Durchschnittsgröße verbreitet, ist, wie man aus FISHERS (1930) Formeln errechnen kann, verschwindend klein und daher praktisch bedeutungslos, abgesehen davon, daß ein solcher Prozeß meist Millionen von Jahren dauern würde. Daraus folgt, daß der Neodarwinist jedem neuen Merkmal, das der Evolution erhalten bleibt, von Anfang an einen positiven Selektionswert zuschreiben muß<sup>12</sup>.

3. Gibt es aber eine induzierte Mutabilität (IIc, d) — und z. T. gilt das Folgende auch für die autonome gerichtete Mutabilität (IIb) — dann dürfen und werden, wie man annehmen muß, die induzierten Erbänderungen in weitaus größerer Häufigkeit als  $10^{-6}$  auftreten, im Extrem bei einem Großteil oder bei praktisch allen Individuen (Hologenese)<sup>13</sup>. Sobald aber die Mutationsrate genügend hoch ist, können sich auch selektionistisch neutrale Allele über eine Population verbreiten, das frühere Allel allmählich ausmerzend, und wenn sie noch etwas größer wird, gilt gleiches auch für nachteilbringende (dystelische) Allele; es ist dann der »Mutationsdruck« größer als der »Selektionsdruck«.

<sup>11</sup> Vgl. LUDWIG (1938a, b).

<sup>12</sup> Es sei denn, daß eine der seltenen hypothetischen Möglichkeiten zutrifft, die auf S. 189 aufgeführt sind.

<sup>13</sup> Von DÜRKEN sowie von ZIMMERMANN wird dieser alte Begriff in gänzlich anderem Sinne gebraucht.

Mit solch hohen Mutationsraten darf aber der Neodarwinismus, mindestens derzeit, nicht rechnen; denn, wenn die beobachtbaren spontanen Mutationen mit einer Durchschnittshäufigkeit von  $10^{-6}$  auftreten, ist von seinem Standpunkte für die unterschwelligen (nicht-beobachtbaren) Mutationen ein gleiches zu erwarten, diese aber könnten sich wegen ihres zu kleinen Selektionsvorteils nicht hinreichend schnell durchsetzen. Den anderen evolutorischen Theorien aber ist die Annahme hoher Mutationsraten erlaubt. Denn, sowie sich ein Gen, unabhängig von seinem Selektionswert über die Population verbreiten kann, als Folge seiner durch Induktion oder sonstwie verursachten hohen Mutationsrate, dürfen auch kleinste Erbänderungen in Betracht gezogen werden, deren Auswirkung auch der genauesten Beobachtung entginge. Nur ein Vergleich derselben Rasse an zwei durch viele Generationen getrennten Zeitpunkten zeugte von einer Veränderung, die den Eindruck einer allmählichen, stetigen, hologenetischen Umwandlung erwecken würde.

4. Schließlich geht aus dem Bisherigen hervor, daß die Selektion auch bei IIc, d nicht völlig ausgeschaltet ist. Selbst beim reinen Lamarckismus hätte sie neben den Defektmutanten jene Individuen dauernd auszumerzen, die von Keimzellen stammen, in denen das neue Allel noch nicht induziert worden war. Denn mit absoluter Hologenese darf wohl niemals gerechnet werden. — Somit nimmt die Rolle der Selektion in der Richtung IIa  $\rightarrow$  d allmählich ab.

#### IV.

Für den Entscheid, ob die Evolution nur auf Mutation + Selektion beruht, reicht weder das Studium der Mutabilität noch das der heutigen Rassenbildung aus. Denn niemand weiß, ob die Makroevolution immer nach dem Vorbilde der Mikroevolution vor sich ging. Einen zweiten Anhalt liefern die Tatsachenbefunde der Paläontologie; da auf sie hier nicht eingegangen werden kann, sei lediglich auf die Feststellung auf S. 186 verwiesen. Als Drittes bleibt das Experiment. Indes können die oft zitierten »Selektionsversuche«<sup>14</sup> nur beweisen, daß von zwei koexistierenden Rassen diejenige minderer Eignung mit einer der Vorhersage entsprechenden Geschwindigkeit ausgemerzt wird, jedoch niemals, daß der Neodarwinismus der einzige Mechanismus ist, auf dem die Se-

<sup>14</sup> Literatur z. B. bei LUDWIG (1938b) u. BEHRENDT.

lektion beruht<sup>15</sup>. Die sattsam bekannten »lamarckistischen« Experimente kleben andererseits zu sehr an der Vorstellung einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Da es nun sicher Dauermodifikationen und Nachwirkungen gibt, ist schlechterdings unplausibel, daß ein Merkmal, welches vielleicht innerhalb von 100 000 Generationen hätte genügend erbfest geworden sein müssen, infolge veränderter Umwelt binnen 5 oder 10 Generationen in ein neues ebenso erbfestes Merkmal umgeprägt würde. Neue Versuche mit neuer Fragestellung und hoher Generationenzahl (vgl. S. 190f.) sind also notwendig, aus 3 Gründen: 1. haben die bisherigen Versuche den reinen Selektionismus als alleinige Ursache der Evolution nicht erweisen können, 2. kommt es nicht auf den Nachweis echt lamarckistischer, sondern lediglich nicht-selektionistischer Evolutionsvorgänge an, und 3. gibt es eine Reihe von Befunden, für die eine neodarwinistische Erklärung reichlich gekünstelt erscheint.

## V.

Dieser Verdacht, daß nicht alle Merkmale auf neodarwinistischem Wege entstanden sind, gründet sich vor allem auf die Existenz solcher, denen man den Charakter des »Dystelischen«, d. h. des Zweckwidrigen, Zwecklosen oder Unnütz-Verwickelten kaum absprechen kann, und für die auch die Annahme unwahrscheinlich ist, sie seien in früherer Umwelt einmal eignungsfördernd gewesen. Da man bei v. FRANKENBERG ausführliche Zusammenstellungen findet<sup>16</sup>, sei hier nur an die bekanntesten Beispiele erinnert: riesige Hirschgeweihe, gekreuzte Mammutzähne, Hirscheberzahn, extrem verwickelte Kopulationsorgane der Insekten, »fremddienliche Zweckmäßigkeit« (Gallen usw.) u. v. a. Was sagen die reinen Selektionisten hierzu? Leider vermag die »allmächtige« Selektionslehre alles zu erklären (vgl. auch WATSON<sup>17</sup>), indem sie negativenfalls das Fehlen entsprechender Mutationen postuliert, positivenfalls den Mutationen direkt oder mittelbar einen Selektionswert zuschreibt. Die Reduktion von Organen z. B. wird mit vorteilbringender Materialersparnis erklärt. Für die erbliche Pigmentlosigkeit von Höhlentieren vermag KOSSWIG nur Vorteilhaftigkeit anzugeben, da seine anderen beiden Erklärungen

<sup>15</sup> Dies gilt z. B. auch für die Ausführungen TIMOFÉEFF-RESSOVSKYS (in »A Discussion . . .« usw.), sowie die Behauptungen HEBERERS (1936, 1938).

<sup>16</sup> Nicht alle Beispiele von FRANKENBERGS sind hier gemeint.

<sup>17</sup> In »A Discussion . . .«.

wahrscheinlichkeits-theoretisch sehr unglaublich sind. Bei den Hirschgeweihen, den riesigen Paradiesvogelfedern, den Mammutzähnen usw. wird das ♀ als auslesendes Moment verantwortlich gemacht, vielleicht auch für die Existenz der Brustwarzen männlicher Säugetiere (z. B. Mensch), sofern hier nicht auf Fehlen der betreffenden Mutationen erkannt wird. Ebenso müßte Vorteil gebracht haben: die konstante RL-Flügelage (Grillen usw.) gegenüber der razemischen, monostrophes Chiasma opticum bei Fischen gegenüber razemischer RL-Lage [vgl. LUDWIG (1932)]. Wenn der vom anderen bedeckte Teil eines Oberflügels erblich heller oder dünner ist, oder, wenn die nichtbenutzte Zirpgarnitur bei den Grillen allmählich verschwand, müßte diese winzige Pigment- oder Chitinersparnis selektionistisch wirkungsvoll gewesen sein, — falls man nicht in all diesen Fällen seine Zuflucht nimmt zu streng monophyletischer Abkunft infolge absoluter Isolation<sup>18</sup>. Für gänzlich indifferente Merkmale kann schließlich der Ausweg gefunden werden, daß sie an vorteilbringende Gene eng gekoppelt waren, und für nachteilige Merkmale ist es möglich anzunehmen, daß sie zu den pleiotropen Auswirkungen vorteilbringender Gene gehören, daß (z. B.) das betreffende Allel enthaltende Spermatozoon etwas schneller schwimmt und so die »Eignung« der Rasse erhöht. Schließlich hat FISHER noch eine Möglichkeit ausgeklügelt, derzufolge sich metrische (= kontinuierlich variierende) Merkmale noch ein Stück über das Optimum hinaus vergrößern können. — Alle diese Erklärungen sind möglich; immerhin mag daran, ob sie jeweils zutreffen, ein leichter Zweifel berechtigt erscheinen.

## VI.

Die oben geforderten Versuche, welche auf die Feststellung evtl. nichtselektionistischer Evolutionsvorgänge abzielen, müssen (wie wir sahen) eine hohe Generationenzahl als Grundlage haben. KAPTEREWS und PAYNES Versuche<sup>19</sup> wurden leider zu einem noch nicht beweisenden Zeitpunkte abgebrochen, MACDOUGALLS Rattenversuch<sup>20</sup> ist noch im Gang. Wegen der großen Mühseligkeit aller dieser Experimente erhebt sich die Frage, ob nicht »generationensparende« Versuche möglich sind. Solche sind in der Tat denkbar; man braucht z. B. nur zwei ursprünglich isogene Rassen

<sup>18</sup> Was bei der Vielzahl dieser Fälle sehr unwahrscheinlich ist.

<sup>19</sup> KAPTEREW: *Daphnia*, 1912; PAYNE: *Drosophila*, 1913, 49 Generationen.

<sup>20</sup> Vgl. MACDOUGALL (1938).



zu betrachten, die seit vielen Generationen in konstant-verschiedener Umwelt *U* gelebt haben. Bei *Drosophila melanogaster* bieten sich eine Reihe solcher Möglichkeiten.

Das folgende Experiment, welche von mir 1933 begonnen und dessen erster Teil von meinem Mitarbeiter, Herrn BEHRENDT, demnächst abgeschlossen werden wird, zielt auf die Feststellung ab, ob durch Flugunfähigkeit während vieler Generationen die Flugmuskulatur morphologisch oder physiologisch Reduktionen erleidet. Für diese Fragestellung waren neben der Günstigkeit des Materials zwei Vorkenntnisse bestimmend. Erstens zeigten die vom Verf. gefundenen Doppel-hemithorax-Individuen<sup>21</sup>, trotz völligen Fehlens der Flugmuskulatur, gleiches Lauf- und fast gleiches Springvermögen<sup>22</sup> wie die normalen Tiere. Dies beweist, daß die sog. Flugmuskulatur wohl ausschließlich zum Fliegen dient. Zweitens zeigen Befunde aus der Natur, daß recht oft Reduktion des Flugvermögens einer Reduktion der Flugmuskulatur parallel geht, ohne oder noch vor der Reduktion der Flügel<sup>23</sup>.

Untersucht wurden folgende Stämme von *D. melanogaster*:

1. *wild* aus Reinsdorf, F<sub>2</sub> eines gefangenen Pärchens.
2. *wild* aus Nordhausen, F<sub>2</sub> eines gefangenen Pärchens.
- 3.-4. Stämme 1 und 2 nach 3 Jahren Gefangenschaft im Glase («*Drosophila*-Zuchtglas«).
5. *wild*-Oregon, seit 1910 im Glase.
6. *wild*, Stamm «Lamarck», siehe unten.
7. *dumpy*<sup>v</sup> (*dp*<sup>v</sup>), verkürzte Flügel; nur fähig zu kurzen Springflügen; seit 1911 im Glase.
8. (*aristaless*) *dumpy* (*black*) (*al dp b*), wie »7«, seit vor 1919.
9. *curved* (*cinnabor*) (*cn c*), gespreizte Flügel; flugunfähig; seit 1911.
10. (*Sternopleural*) *Jammed* (*SpJ/C2*), Flügel »verdorrt«, flugunfähig; seit vor 1923.
11. *vestigial* (*vg*), stummelflüglig, flugunfähig; seit 1910.
12. *vestigial*<sup>z</sup> (*vg*<sup>z</sup>), stummelflüglig, flugunfähig; mutativ entstanden 1936.
13. *V-ple*, das Gen *vg* enthaltend. Seit vor 1922.
- 14.-16. 3 Erbrassen mit normalen Flügeln.

Anmerkung zu 6.: «Lamarck» ist ein von *wild*-Oregon abgezwigter Stamm, in dem seit Juni 1933 (d. h. in bisher über 120 Generationen) den geschlüpften Tieren die (noch nicht entfalteten oder zumindest noch nicht erhärteten) Flügel sowie die Halteren abgeschnitten wurden. Die Ahnen der in Tabelle 1 («Lamarck») verzeichneten Tiere haben also durch 100 Generationen höchstens

<sup>21</sup> Vgl. SCHULTZ (1938).

<sup>22</sup> Dessen geringe Verminderung beruht auf einer gleichzeitigen Reduktion der Mittelbeinmuskul.

<sup>23</sup> Literatur bei BEHRENDT.

ab und zu innerhalb der ersten 6–8 Stunden nach dem Schlüpfen ihre noch weichen Flügel bewegt.

Untersucht wurde bisher (vgl. Tabelle 1) durch genaueste Auswertung: 1. das Volumen der »dorsalen Längsmuskulatur« (= indirekten Flugmuskulatur), absolut sowie relativ zu verschiedenen Körpermaßen; 2. die Kernzahl (= Zellenzahl) dieser Muskulatur; 3. die durchschnittliche Fibrillenzahl dieser Muskulatur pro Querschnittseinheit; 4. Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der 12 Längsmuskelbündel. — Tabelle 1 zeigt das bisherige Ergebnis.

Tabelle 1.

M = Volumen der Flugmuskulatur: Körpergewicht (willkür. Einheit).

K = Gesamtkernzahl der Flugmuskulatur (willkür. Einheit).

$\varrho$  = Zahlenverhältnis der Tiere mit unregelmäßiger zu denen mit regelmäßiger Flugmuskulatur.

Irreg. = Grad der Unregelmäßigkeit der Flugmuskulatur.

Nr. (*)	Stamm	flug- fähig	im Glase seit	M	K	$\varrho$	Irreg.	Bemerkungen
5	wild Oregon	ja	1909	923	107	3:75	schw.	
6	»Lamarck«	—	1933**	923	107	selten*	schw.	**vgl. Text.
8	al dp b	1/2	<1919	878	101	4:10	mittel	* Für diese Felle sowie für die Stämme 1–4, 7, 14ff. liegen noch keine endgültigen Werte vor.
9	cn c	0	1911	686	99	3: 6	mittel	
10	Sp J/C 2	0	<1923	715	115	1: 9	mittel	
11	vg <sup>24</sup>	0	1936	742	108	4: 1	stark	
12	vg	0	1910	735	118	20: 0	stark	
13	V-plc	0	<1922	*	*	*	mittel	

Es läßt sich in folgende Sätze zusammenfassen: 1. Oregonwild und »Lamarck« zeigen gleiche Werte. Über 100 Generationen fast völliger Flugunfähigkeit waren völlig effektlos<sup>24</sup>; 2. die Kern (= Zellen)zahl ist in sämtlichen Stämmen die gleiche<sup>25</sup>; 3. Das Muskelvolumen, also die Zellplasmamasse, nimmt mit zunehmender Flugunfähigkeit ab; 4. Unregelmäßigkeiten der Flugmuskulatur steigen im allgemeinen mit zunehmender erblich bedingter Flugunfähigkeit, scheinen aber<sup>26</sup> mit dem betreffenden Gen gekoppelt zu sein.

Das Ergebnis lamarckistischer Versuche, so mühselig sie meist auch sind, erscheint stets dürftig. Die vorstehenden Fest-

<sup>24</sup> Innerhalb der bisherigen Auswertungsmethoden!

<sup>25</sup> Exakte Zahlwerte (mit Fehlerbreiten usw.) bei BEHRENDT.

<sup>26</sup> Successive Rückkreuzungsversuche, vgl. BEHRENDT; bisher bis F<sub>12</sub>, ausgewertet bis F<sub>6</sub>.

stellungen beziehen sich vorerst auf das (noch nicht abgeschlossene) erste Drittel der geplanten Untersuchungen. Nach Abschluß wird dieses (samt Diskussion) von BEHRENDT (in Kürze) veröffentlicht werden. Immerhin glaube ich, daß die bisherigen Befunde die geplante Weiterführung dieser Versuche (u. a. auch in physiologischer Richtung) berechtigt erscheinen lassen.

### Schrifttum.

»A discussion on the present state of the theory of natural selection«. Proc. Roy. Soc. London (B) **121** (1936) 43–73. — BEHRENDT, Lamarckistische Untersuchungen an *Drosophila*. I. (erscheint 1939). — BERG, L. S., Nomogenesis. 1922 (London 1926). — BEURLEN, K., Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena 1937. — BÖKER, H., Einführung in die vergl. biol. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Jena 1935; Bd. II. Jena 1937. — FISHER, R. A., The genetical theory of natural selection. Oxford 1930. — v. FRANKENBERG, G., Über Dystelie. Jena. Z. Naturw. **70** (1935) 33–64. — GROSSER, O., Wandlungen des biologischen Weltbilds im Laufe der letzten hundert Jahre. Prag 1936. — HALDANE, J. B. S., The causes of evolution. London 1935. 2. ed. — HEBERER, G., NS.-Monatshefte **79** (1936); Volk u. Rasse **1938**, 222–229. — HILDEBRANDT, K., Z. ges. Naturw. **3** (1937) 15–34. — KAPTEREW, zit. bei PLATE. 1932. — KOSSWIG, C., Züchter **9** (1937) 91–101. — LUDWIG, W., Das Rechts-Linksproblem usw. Berlin 1932; im Druck: 1938a, b, c. — MACDOUGALL, Brit. J. Psychol. **28** (1938) 321–345. — MARTIN, C. P., Amer. Natural. **71** (1937) 281–336. — PAYNE, zit. bei PLATE. 1932. — PLATE, L., Vererbungslehre. Bd. I. Jena 1932; Acta biotheor. (Leiden) **2** (1936) 93–122. — ROEMER, TH., Nova Acta Leopoldina N. F. **4** (1936) 351–365. — SCHNDEWOLF, O. H., Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin 1936. — SCHULTZ, H., Roux' Arch. **138** (1938; im Druck). — UEXKÜLL, J. VON, Acta biotheor. (Leiden) **2** (1936) 141–151. — ZIMMERMANN, W., Vererbung erworbener Eigenschaften und Auslese. Jena 1938.

24. Herr Prof. B. FARKAS (Szeged):

### Zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Saccolithen der Knochenfische.

(Mit 6 Abbildungen.)

Wie man beim Überblick der neueren zoologischen Literatur feststellen kann, verbreitet sich in Verbindung mit dem Nachweis der Hörfähigkeit der Knochenfische immermehr die Ansicht, daß der Otolith im Sacculus (Saccolith) bei dem Gehörakt der Ostariophysen-Knochenfische durch seine Bewegungen tätig ist<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> DE BURLET, M. H., Z. Anat. Entwgesch. **89** (1929) 11–27; WOHLFAHRT, F. A., Z. vgl. Physiol. **17** (1932) 659–685; FRISCH, K. u. STETTER, H., Z. vgl. Physiol. **17** (1932) 686–801; BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II, 2. Hälfte. 1934. S. 1319–1320; BOUTTEVILLE, K., Z. vgl. Physiol. **22** (1935) 162–191. DE BURLET, M. H., Acta Otolaryngol. **22** (1935) 291.

Eine Änderung an dieser Auffassung ist auch durch die Feststellungen WERNERS nicht erfolgt<sup>2</sup>. Nach WERNER besteht die Wirkungsweise der Otolithen nicht in Gleitung, mechanischem Druck oder mechanischem Zug (S. 584); aber der stark umgestaltete Otolith im Sacculus der Cypriniden (die gleichfalls Ostariophysen sind), kann auch nach ihm ein bewegliches Gebilde sein, da der breite, lateroventrale Otolithenflügel, durch Flüssigkeitsströmung nach unten gedrückt werden kann (S. 535).

Ich konnte der oben erwähnten Auffassung über die Wirkungsweise des Otolithen im Sacculus der Ostariophysen schon früher<sup>3</sup> infolge meiner Untersuchungen an einem nicht Ostariophysen-Knochenfische dem *Lebistes reticulatus* nicht beistimmen, und mußte sie weiterhin sowohl aus logischen, wie aus vergleichend-histologischen Gründen auch bei den Ostariophysen für unmöglich halten.

Aus biomorphologischen Gesichtspunkten betrachtet, ist es nämlich schwer einzusehen, daß zwei identische Bestandteile derselben Labyrinthpartie solcherweise funktionieren, daß der eine bei der Mehrzahl der Knochenfische sozusagen wie ein Mühlenstein die Macula deckt und unbeweglich über ihr befestigt ist, der andere aber bei den Ostariophysen, wenn auch in stark umgestalteter Form, sich wie die Schuppe eines Mühlenrades bewegt, und zwar bewegt wird durch so feine Schallschwingungen, die von der Schwimmblase kommen und durch Knochen auf die Endolympe übertragen werden.

Eine solche Bewegung des Saccolithen hielt ich für so ausgeschlossen, daß ich auf Grund dieser funktionellen Unmöglichkeit sogar die Perzeptionsfähigkeit des Sacculus bezweifelte.

Die durch Operationsverfahren erreichten Ergebnisse [PARKER (1910), MANNING (1924)], besonders aber die von FRISCH und STETTER (1932) haben jedoch klar bestätigt, daß der Sacculus für die Schallschwingungen eine Sinnesendstelle ist. Meine neuesten morphologischen Untersuchungen am Labyrinth von *Lebistes*<sup>4</sup> haben dagegen gezeigt, daß der Sacculus mit seinem Gehörknöchelchen (Protocolumella) als das phyletisch älteste und einfachste Gehörorgan der Wirbeltiere aufgefaßt werden muß und daß er nur eine, aber nicht die einzige der mehreren im Labyrinth vorhandenen Schallperzeptionsstellen darstellt. Die erwähnten Verhältnisse sind

<sup>2</sup> WERNER, CL. F., Z. wiss. Zoologie **131** (1928) 502–587.

<sup>3</sup> FARKAS, B., Acta Otolaryngol. **24** (1936) 53–82.

<sup>4</sup> FARKAS, B., Z. Morphol. Ökol. **34** (1938) 366–415.



bei anderen Knochenfischen ebenfalls aufzufinden und bei dieser Einrichtung können die Schallschwingungen auf direktem und kurzem Wege von der Kiemenoberfläche bis zur Macula gelangen.

Wir müssen nun prüfen, in welchem Maße die, bei *Lebistes* gefundenen Bauverhältnisse auch bei den Ostariophysen richtig sind.

Die Aufgabe dieses Vortrages ist, zu beweisen, daß der stark umgestaltete Otolith im Sacculus, die Sagitta, oder besser der Saccolith<sup>5</sup> der Ostariophysen-Knochenfische, vollständig befestigt und absolut unbeweglich ist, weiterhin ist darauf hinzuweisen, daß durch eine entsprechende Untersuchungstechnik der Saccolith, sowohl in seinem Bau als in seiner Beziehung zum Epithel, Strukturverhältnisse aufweist, welche der genannten Hypothese diametral entgegengesetzt sind.

Als Untersuchungsobjekt dienten: *Phoxinus laevis*, *Silurus glanis*, *Amiurus nebulosus* und *Rhodeus amarus*

Wir werden aber bei dieser Gelegenheit nur einige Schnitte von der lückenlosen Serie des Otolithen des *Phoxinus laevis* etwas eingehender erörtern, da er nicht nur als Typus der Ostariophysen-Saccolithen betrachtet werden kann, sondern als schlager Beweis für die Richtigkeit der Hypothese bei den früheren Untersuchungen angeführt wurde.

Die gegenwärtigen Kenntnisse über den Saccolithen der Ostariophysen veranschaulicht am besten das Mikrophotogramm, welches ein Querschnittsbild des Saccolithen des *Phoxinus* darstellt<sup>6</sup>.

Das dort befindliche Bild zeigt aber ein typisches Schrumpfungsbild des Saccolithen. Der dorsale und der mediale Flügel sind losgerissen und entfernt vom Epithel, der ventrale Flügel ist nicht nur entfernt, sondern auch beschädigt, und der Stumpf biegt sich leicht nach außen. Durch die Schrumpfung entstand weiterhin zwischen dem lateralen Flügel und der Längsleiste eine Spalte, so daß das Bild vollständig demselben entspricht, welches von *Amiurus* hergestellt<sup>7</sup> DE BURLET in der Unterstützung der ursprünglichen Auffassungen E. H. WEBERS zur Erklärung der erwähnten Hypothesen führte.

Ähnliche Bilder kamen bei verschiedenen Fixationen auch bei mir vor, ja ich bekam sogar beträchtliche Schrumpfungen an

<sup>5</sup> VESCOVI (1890) hat für das Gebilde den Namen Saccolithus, WERNER (1928) Sacculolith, gebraucht. Ich nenne es Saccolith, und zwar darum, da das Wort kürzer und stichhaltiger ist; die ältesten Forscher des Labyrinths haben nämlich den Namen saccus benutzt.

<sup>6</sup> FRISCH & STETTER 1932. 743, Abb. 26.

<sup>7</sup> Z. Anat. Entwgesch. 89 (1929) 20, Abb. 14, 15.

meinen, in Formolalkohol fixierten, guten, schon gefärbten und in Balsam eingeschlossenen Präparaten, die zu Experimentzwecken nach vier Jahren aufgelöst und in nachträglichen Manipulationen mit 1proz. Alaunlösung oder mit  $\frac{1}{2}$ proz. Kalibichromatlösung oder mit 2proz. Essigsäurelösung behandelt, oder auf 50–60° C erwärmt wurden.

Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß das Labyrinth und der Otolith bei der Benützung der erwähnten Agentien unter starken Schrumpfungem leidet.

Die deformierende Wirkung dieser Mittel auf das frische Labyrinthgewebe, falls sie als Fixierungsflüssigkeiten benützt wurden, muß noch in gesteigertem Maße zur Geltung gelangen.

In erster Linie liegt es also an fehlerhaften mikrotechnischen Verfahren, daß zwischen den Bildern bzw. den Präparaten der früheren Forscher und den unserigen ein so großer Unterschied vorhanden ist, wie es schon durch Vergleich unserer Abb. 1 veranschaulicht wird.

Der auf der Abb. 1 gegebene Querschnitt ist ungefähr an der Stelle des Sacculus geschnitten, bevor der Canalis transversus sich in zwei V-förmig geknickten Röhren teilt, und in die dorsale Hälfte des mittleren Sacculusabschnittes übergeht.

Das Bild stellt einen Querschnitt des Saccolithen von *Phoxinus* dar, und man erkennt, daß sämtliche Flügel des Saccolithen das Epithel der Sacculuswand berühren, mit ihm in Verbindung stehen und an der Wand vollkommen befestigt sind. Das Bild zeigt gleichzeitig ganz klar, daß der noch einheitliche Canalis transversus (*ct*) an seinen beiden ventralen Ecken zwischen den dorsalen (*a*) und den lateralen Flügeln (*l*) des Saccolithen sich erstreckt, so, daß die tiefste seitliche Begrenzung des Canalis transversus von der Ecke gebildet wird, die zwischen den dorsalen und lateralen Flügeln des Otolithen entsteht.

Wir werden jetzt die einzelnen Flügel des Saccolithen von *Phoxinus* betrachten und ihre Befestigung etwas näher erörtern.

Fangen wir mit dem ventralen Flügel (*v*) an, der nach den bisherigen Untersuchungen bei Cypriniden und auch beim Wels nicht fixiert ist, sondern sich leicht nach außen biegt<sup>8</sup> um die darunter liegende dünne Stelle frei zu lassen, und sie für die Schallwellen zugänglich zu machen.

Wie die Abb. 1 zeigt, steht die Sache nicht so.

<sup>8</sup> v. BOUTTEVILLE, Z. vergl. Physiol. 22 (1935) 162–191.

Der ventrale Flügel des *Phoxinus*-Saccolithen ist an seinem Ursprung (der ungefähr in der Mitte des Otolithen zu finden ist), ziemlich dünn,  $2\mu$  im Querschnitt. Er wird aber dann, rostralwärts, immer dicker. Wo schon der Flügel eine Dicke von  $6-8\mu$

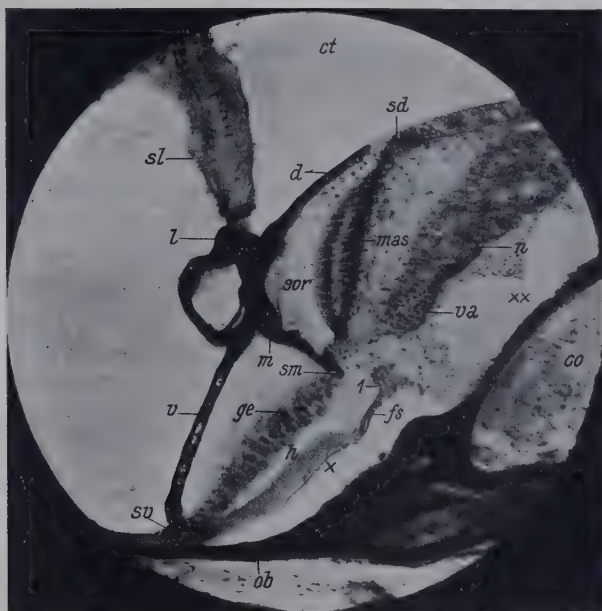


Abb. 1. *Phoxinus laevis*. Transversalschnitt durch den rechten Saccolithen aus dem hinteren Teil des geflügelten Abschnittes. Form.-alk. Cell. paraff.  $15\mu$ . Kreosot-Haemalaun-Fuchsin-Pikrinsäure. (K.F.P.) obj. Leitz apochr.  $4\text{ mm}$ ; oc. comp. IV Zeiss.

- |   |                                      |
|---|--------------------------------------|
| co = Augenmuskelkanal;  | m = medialer Flügel des Saccolithen; |
| ct = canalis transversus;   | mas = macula sacculi;                |
| d = dorsaler Flügel des Saccolithen;  | n = nervus acusticus;                |
| fs = Faserstrang der von der Innenfläche des occipitale basale abgelöst ist, zwischen beiden $\times$ eine Spalte. Bei l ist die Ausstreckung des Faserstrangs. | ob = occipitale basale;              |
| ge = drüsige Epithelpartie;   | sd = dorsale Sockelplatte;           |
| h = Höhlung (Mesolympe) zwischen Epithel und äußeren Sacculuswand, die ein Netzwerk enthält;  | sl = septum longitudinale sacculi    |
| l = lateralen Flügel des Saccolithen;   | sor = subotolithischer Raum;         |
|   | sm = mediale Sockelplatte;           |
|   | sv = ventrale Sockelplatte;          |
|   | v = ventraler Flügel des Otolithen;  |
|   | va = Blutgefäß;                      |

bei  $\times$  ist eine Höhlung, die aber durch das Zusammenziehen der feinen Netzsubstanz entstanden ist, die den Raum zwischen Nerv und Occipitale basale ausfüllt.

erreicht, kann man in ihm feine Lamellen und zwischen diesen eine Reihe von sehr kleinen Bläschen unterscheiden, die einzeln, oder in länglichen Gruppen liegen. Der ventrale Flügel ist aber noch bei seinem dünnsten Querschnitt gerade, ziemlich lang und peripher durch feine, für Farbstoffe sehr unzugängliche Fäserchen an dem Epithel befestigt.

Man kann an gewissen Stellen sehen, daß der Flügel an seinem Ende zerfasert ist, und die einzelnen, mit Haematoxylingemischen stark färbbaren Äste in die mit Pikrinsäure - Säurefuchsin schwach-gelb gefärbten feinsten Fäserchen übergehen, die mehr durch ihre Lichtbrechung, als durch die Färbung auffallen. Diese Fäserchen werden aber in verlängerter BIONDI-EHRlich-HEIDENHAIN-Färbung ziemlich stark blau gefärbt. Die unmittelbare Verbindung des Otolithenflügels mit dem Epithel durch diese Fäserchen ist aber nur in ganz gut gelungenen Präparaten zu bemerken, da die Fäserchen leicht zerreißen. So sind sie auch in den meisten unserer Präparate, und dadurch ist zwischen dem Flügel und dem Epithel ein kleiner Spalt vorhanden. Der Spalt ist aber auch hier ein Kunstprodukt, der durch die unvermeidliche, aber minimale Schrumpfung entstanden ist.

Die Tatsache, daß der Flügel mit dem Epithel durch Fäserchen in Verbindung steht, kommt auch am Epithel selbst zum Ausdruck, und zwar durch das ständige Vorhandensein einer Epithelumgestaltung, die bei allen untersuchten Fischen charakteristisch ist.

Bei der Berührungsstelle entsteht im Epithel eine eigentümliche Lagerung der Zellen, die, da sie sozusagen als Sockel für den Flügel in Sacculusepithel dienen: Sockelplatte (Fußplatte) genannt werden kann.

Die Sockelplatte besteht im Querschnitt aus 6-8 platten bis kubischen Epithelzellen, die eine hügelförmig gestaltete Partie im Epithel bilden. Die Sockelplatte weicht auch färberisch von den übrigen Teilen ab, da sie etwas dunkler ist.

Die verbindenden feinen Fäserchen stammen aus der Labyrinthwand und dringen zwischen den, ja sogar auch durch die Epithelzellen hindurch. Da die Zellsubstanz ziemlich homogen und dunkel gefärbt ist, und da die Zellen dicht nebeneinander liegen, ist der Verlauf der Fäserchen durch das Epithel schwer zu verfolgen.

Solche Territorien sind auch an den Befestigungsstellen des medialen und des dorsalen Flügels gleichfalls vorhanden, so daß die Sockelplatte als eine regelmäßige Erscheinung betrachtet werden muß, die überall im Sacculus die Befestigung des Saccolithenflügels am Epithel unverkennbar ankündigt, und die Notwendigkeit der Befestigung der Flügel auch dann beweist, wenn sie sich infolge der mikrotechnischen Manipulationen, von den Sockelplatten entfernten.



Der mediale Flügel (Abb. 1, 2 *m*) ist beim *Phoxinus* kurz, an den meisten Stellen (Abb. 3a, b, 5) noch viel kürzer als in dem bei Abb. 1 gegebenen Querschnitt des Saccolithen, wo er seine maximale Entfaltung erreicht.

Die Sockelplatte des medialen Flügels (Abb. 1, 2 *sm*) ist besonders gut zu sehen, wo, wie z. B. hier, in der Umgebung des Canalis transversus — die Macula (Abb. 1, 2 *mas*) hoch und in Querschnitt ganz konvex ist. Die Macula tritt hier mit der, von ihr ventral liegenden Epithelpartie (Abb. 1, 2 *ge*) (Randepithel WERNER, »dünne membranartige Wand« DE BURLET) durch ein schmales Epithelband in Verbindung, das aus kleinen kubischen Epithelzellen besteht. In der Mitte dieses Bandes ist die Sockelplatte gut zu unterscheiden, und sie fällt durch abweichende Färbung ihrer Zellen, und durch die länglichen Kerne der Sockelzellen auf.

Auf der Abb. 1 ist die Sockelplatte eine schiefe schwarze Platte, weil sie, infolge der Dicke des Schnittes etwas schrägläuft (Abb. 1, *sm*).

Durch die Sockelplatte des medialen Flügels treten aber ganz besondere Fäserchen hindurch, weswegen dieser Teil stark von den übrigen Otolithenteilen abweicht. Die Fäserchen stammen aus dem Faserbande oder der Faserlamelle (Abb. 1, 2, 3, *fs*), welche sich dicht an die innere Oberfläche des Occipitale basale (*ob*) anschmiegend, in vielen Schnitten auch die äußere Wandfläche des Sacculus bildet. Von dieser Lamelle ragt eine nach dem medialen Flügel gerichtete mächtige Ausstreckung (Abb. 2, 3a, b, *fs*<sub>1</sub> und Abb. 1<sub>1</sub>) heraus, die dann unter dem Epithel in ein engmaschiges, feines elastisches Netzwerk übergeht.

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten des Faserbandes gegenüber den Farbstoffen. Die dickeren Züge werden in unserer K.-F.-P.- (Kreoseot - Haemalaun - Fuchsin - Pikrinsäure -) Färbung orangegelb gefärbt, die feinen Verzweigungen aber schwach schwefel-

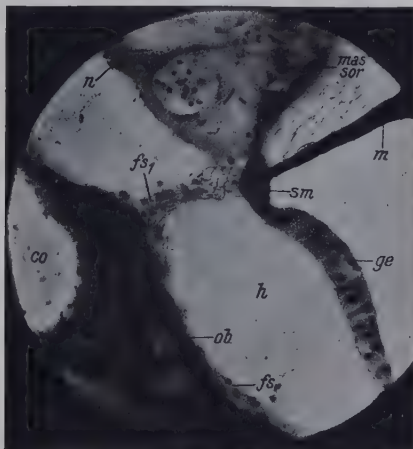
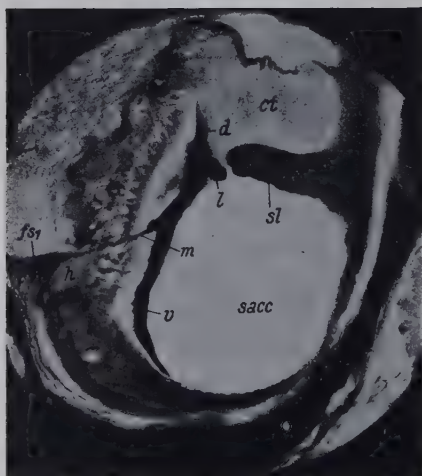


Abb. 2. *Phoxinus laevis*. Transversalschnitt durch den linken Saccolithen bei der medialen Sockelplatte — bei stärkerer Vergrößerung. obj.  $\frac{1}{12}$ '' homog. immers. REICHERT. oc. comp. IV. Zeiss. — Erklärung siehe bei Abb. 1.

gelb. Mit dem WEIGERTSchen Resorcinfuchsin gefärbt nehmen die feinsten Verzweigungen, die das erwähnte Netz bilden, schwarze Farbe an, sie sind daher elastisch. Die dicken Faserzüge bleiben bei dieser Färbung schwach violett gefärbt.



a



b

Abb. 3a, b. *Phoxinus laevis*. Transversalschnitt durch den beiden Saccolithen in der Höhe der Protocolumella. Die Faserbandausstreckung (*fs<sub>1</sub>*) ist stark entwickelt — und in Abb. 3a mit dem vorderen Teile der dicken Sacculuswand verschmolzen. — Fixierung, Färbung wie bei Abb. 1. obf. LEITZ apochr. 4 mm, oc. com. IV. Zeiss.

Die feinen, stark lichtbrechenden und mit Resorcinfuchsin schwarz gefärbten Fibrillen durchbrechen die Basallamelle und treten dann durch die Sockelplatte hindurch. Sie dringen teils in den Körper des medialen Otolithenflügels ein, teils laufen sie auf der inneren Oberfläche desselben. Man kann aber bemerken, daß einige Fibrillen auch in die Basallamelle der Macula sacculi hineinlaufen.

Die Fibrillen gelangen so in den subotolithischen Raum (Abb. 1, 2, *sor*), der vollständig abgeschlossen ist und durch mehrfach aufgeschichteten Otolithensubstanz gedeckt wird. Dieser Teil, Sulcus genannt, wird von den medialen und dorsalen Flügeln gebildet, folgt vollständig dem Umriß der Maculaoberfläche und enthält die Endelemente der Sinneszellen.

Man kann also beim *Phoxinus* in dem subotolithischen Raum außer den Endigungen der Sinneszellen auch Fäserchenenden finden, die eigentlich direkte Fortsetzungen der außer-

halb des Schädels befindlichen Fasern sind. Ob die feinen Fäserchen frei im subotolithischen Raum enden, oder auf irgendwelche Art mit den aus der Oberfläche des Maculaepithels herausragenden Nervenfibrillen in Zusammenhang stehen, konnte bisher nicht entschieden werden. Ein Kontakt der Nervenfibrillen mit dem Otolithen ist sicher feststellbar.

Wegen der starken Färbung des Otolithen aber, und da ich keine entsprechenden dünnen ( $2-3\mu$ ) Schnitte aus dem Otolithen zur Hand hatte, war ich nicht imstande, bisher weder das weitere Eindringen der Nervenfibrillen in dem Otolithen, noch die sonstigen Feinheiten nachzuweisen.

Was nun die Entstehung dieses Faserbandes betrifft, so wird es teils aus den kleineren Fasern, die in den, das Occipitale basale durchbohrenden Kanälchen laufen, teils aus denen, die zwischen dem Occipitale basale und der Labyrinthkapsel in die Sacculuswand gelangen, zusammengesetzt. Hier ist die Knorpelsubstanz ganz korrosiert und die Labyrinthwand tritt mit dem Netzknorpelgewebe der Protocolumella beinahe in direkte Verbindung. Diese Stelle bei *Phoxinus* entspricht der Fenestra sacculi, die bei *Lebistes* eingehend besprochen wurde. Die Fenestra ist aber bei *Phoxinus* nicht rundlich, sondern spaltenförmig und stark obliteriert.

Die Fasermasse, die die erwähnte Ausstreckung gegen den medialen Flügel sendet, setzt sich auch medialwärts fort. Sie läuft auf dem Occipitale basale weiter und bringt mit der ähnlichen Ausstreckung der gegenseitigen Sacculuswand eine Verbindung zustande. Dadurch findet auch zwischen den beiden Otolithen eine Verbindung statt.

Das Faserband ist am vorderen Ende des Saccolithen am stärksten entwickelt, dort, wo auch die Protocolumella mit dem Schädel in Verbindung steht (Abb. 3a, b,  $fs_1$ ).

Man kann in den Schnittserien solche Schnitte finden, bei denen die erwähnten Fäserchen in so großer Menge in den lateralen Flügel eindringen, daß er außer der Otolithensubstanz bloß aus Fäserchen zu bestehen scheint. Dieser Befund berechtigt die Annahme, daß der Otolith durch seine anorganische Substanz nicht nur zum Schutze der Sinnesendstelle dient, sondern auch die einverleibten Fäserchen die im Rhythmus des Schalles schwingen, in ihren Bewegungen dämpfen muß. Der Otolith kann also als eine »Sordine« aufgefaßt werden, die bei der Schallfortpflanzung entstandene wellenförmige Bewegungen der Fäserchen unter bestimmten Grenzen zu den Sinnesendstellen läßt.

Durch diese Einrichtung können die Schwingungen, die mit verschiedener Stärke den Körper des Fisches treffen, und in erster Linie durch die Fäserchen fortgeführt werden, nur mit einer entsprechenden, von Otolithensubstanz bestimmten Amplitude zu der Sinnesendstelle geleitet werden. Dadurch wird die Funktionsfähigkeit der Nervenendstelle gegenüber den verschieden starken und in hohem Grade schädlichen Einflüssen der Außenwelt gesichert.

Der dorsale Flügel (*d*) ist auf dem auf Abb. 1 wiedergegebenen Orte ziemlich lang. Es sind Stellen, wo er auch die Länge des ventralen Flügels erreicht, ja sogar überholt. Ganz vorn am Saccolithen erscheint er aber nur in Form eines kleinen Stumpfes, wie es auf Abb. 3a, b, 5 zu sehen ist.

Die Sockelplatte des dorsalen Flügels (*sd*) liegt bei dem Canalis transversus in der Ecke, wo die dorsale Spitze der Macula sacculi und die ventrale Fläche des Canalis transversus zusammentreffen. Sie wird durch das Drüsenepithel, das die ventrale Oberfläche des Canalis transversus (Abb. 1, *ct*) bildet und durch eine schmale kubische Epithelschicht, die ventralwärts laufend, allmählich in die länger werdenden Epithelzellen der Macula (Abb. 1, *mas*) übergeht, begrenzt.

Die Fäserchen, die den dorsalen Flügel an dem Epithel befestigen, stammen eigentlich von der Basallamelle, die unter dem Drüsenepithel eine scharfe Grenze bildet und medialwärts stärker entwickelt ist. Man kann aber stellenweise auch den Eintritt in den dorsalen Flügel solcher Fäserchen bemerken, die die Verzweigungen einiger dickerer Bündel bilden. Diese Bündel lagern in der, hier ziemlich dicken Sacculuswand und senden nach der Oberfläche feine Ästchen aus. Die feinen Ästchen durchdringen auch die Basallamelle. Der Hauptstamm dieser Faserbündel ist in der medialen Partie zu finden, und die Verzweigungen laufen lateralwärts nach rechts und links, so daß eine Verbindung der beiderseitigen dorsalen Flügel der Saccolithen auch durch diese Fäserchen vermittelt wird.

Eine recht bedeutende Dicke erreichen jene Lamellen, die an der Canalisoberfläche in den dorsalen Flügel eintreten. Diese Lamellen werden von dem ein- bzw. zweischichtigen Drüsenepithel der ventralen Wand des Canalis transversus gebildet und in den Körper des Otolithen fortgesetzt. Man kann sagen, daß der Körper des Otolithenflügels durch die Verkalkung dieser Lamellen entsteht, die dann die erwähnten Fäserchen umfassen. Am Ende des



dorsalen Flügels sind die sehr feinen Lamellen des Otolithenflügels besonders schön zu unterscheiden. (Abb. 1 zwischen *d* und *sd*).

Die weitere Gestaltung der einzelnen Flügel an den verschiedenen Teilen des Saccolithen können wir an dieser Stelle nicht berücksichtigen, nur soviel müssen wir hier feststellen, daß die Befestigung derselben an dem Epithel konstant, in jedem einzelnen Schnitte tatsächlich vorhanden ist, und noch in einer viel festeren Ausführung (Abb. 5) erscheint als wir das bei den hinteren Teilen des Saccolithen auf der Abb. 1 sehen.



Abb. 4. *Phoxinus laevis*. Horizontalschnitt durch den Sacculus zur Erläuterung der Beziehungen der Längsleiste (septum longitudinale sacculi) zum Saccolithen. (sot.) Fixierung, Färbung, wie bei Abb. 1. obj. LEITZ apochr. 16 mm, oc. Zeiss comp. IV.

Wenn man die Beziehung zwischen den Flügeln und dem Sacculusepithel berücksichtigt, so sollte man die Flügel eher als Füße betrachten, auf welchen der Stamm des Otolithen, der in dem Hohlraum eines Zylinders liegt, ruht. Der sich darunter befindliche Raum wird in kleinere Teile zerlegt, die durch die Füße voneinander separiert und vollständig abgeschlossen werden. Es werden aber gleichzeitig die unter ihm befindlichen Epithelien absolut unbewegbar gedeckt und geschützt.

Die Ausführung der unbeweglichen Befestigung durch eine Befestigung an drei Punkten, bzw. an drei Linien in einem Zy-

linderraum ist eine solche, die dem Gesetze der besten Unterstützung in der Mechanik am vollkommensten entspricht.

Es bleiben noch einige Worte über den lateralen Flügel zu sagen.

Wie die Abb. 1 veranschaulicht, besteht auch eine unmittelbare Verbindung zwischen dem lateralen (*l*) Flügel und dem Septum longitudinale sacculi (*sl*). Eine materielle, durch feine Fibrillen

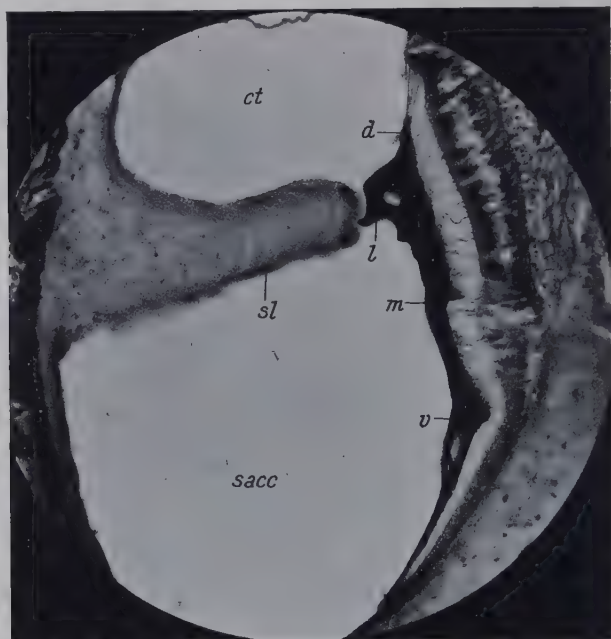


Abb. 5. *Phoxinus laevis*. Transversalschnitt durch den rechten Saccolithen bei stärkerer Vergrößerung zur Veranschaulichung der Beziehungen des Saccolithen zur Längsleiste und zum Macula-Epithel. — Obj.  $\frac{1}{15}$ '' homog. immers. REICHERT, Oc. comp. IV. Zeiss. Fixierung, Färbung, wie bei Abb. 1. Erklärung siehe bei Abb. 1. Die zwischen den Saccolithen und Epithel befindlichen in dem Bilde unscharfen Fäserchen sind auch etwas zeichnerisch verstärkt.

vermittelte Verbindung zwischen den beiden ist aber bloß nur an dem hinteren Beginnen des lateralen Flügels aufzufinden, wo dieser noch in festem Zusammenhang mit dem dorsalen Flügel steht. Hier ist auch die Längsleiste noch nicht in ihrer völligen Ausbildung vorhanden. Aber in der Entfernung von kaum einigen Mikra vorn von der erwähnten Stelle, zeigt schon die Längsleiste ihre charakteristische Beschaffenheit, d. h.: ihr mächtig entwickelter Körper ist von einem, aus hohen, gestreiften, Zylinderepithellen bestehenden Saum gekrönt, durch welchen sie als Bildungsorgan des Saccolithen fungiert und infolgedessen mit dem lateralen Flügel in fester funktioneller Verbindung steht.

Auf weitere Einzelheiten, so auf die Struktur des Körpers der Längsleiste, dann auf den aus feingestreiften Zylinderepithelzellen bestehenden Epithelsaum, sowie auf Bildung und Transport der Sekretkörner und die Ausformung des Seitenflügels des Otolithen soll hier nicht eingegangen werden. Nur soviel sei festgestellt, daß bei der Bildung des lateralen Flügels und der ganzen äußeren Oberfläche des Saccolithen die Längsleiste die Hauptrolle spielt.

Sie ist aber ein sehr formveränderliches Gebilde, und darum steht, selbst die gut fixierte und nicht geschrumpfte Längsleiste, wenn man sie in Längsschnitten untersucht, nur streckenweise mit dem lateralen Flügel in Zusammenhang (Abb. 4, *sl*). Die volle Verbindung zwischen beiden ist aber in Serienschnitten verfolgbare.

Ein Blick auf die Abb. 1–3 und 5 genügt, um klar zu sehen, wie der laterale Flügel sich gestalten kann, und wie ein inniger Zusammenhang zwischen der Längsleiste und dem lateralen Flügel besteht. Dieser Zusammenhang ist für den ganzen geflügelten Otolithenabschnitt von einem Ende bis zum anderen charakteristisch.

Da eine Spalte bei solchen anatomischen Verhältnissen gar nicht vorhanden ist, kann von einer Kommunikation zwischen den beiden Hälften des Sacculus, richtiger dem Canalis transversus und dem Sacculus, keine Rede sein. Wo eine solche vorkommt, ist sie bloß ein durch Schrumpfung entstandenes Kunstprodukt.

Die übrigen, noch in sehr großer Zahl vorhandenen Tatsachen, die alle gegen die eingangs erwähnte Hypothese sprechen und zur Bestärkung unserer Auffassung dienen, obzwar diese im Laufe des Vortrags schon vorgeführt und kurz besprochen wurden, können hier, wegen Mangel an Raum nicht behandelt werden. Es sei hier nur soviel hervorgehoben, daß sie die folgenden Fragen beantworten: 1. Die morphologischen Verhältnisse des vorderen Saccolithenabschnittes, 2. die Beziehungen der feinsten Gefäßkapillaren zum Saccolithen, 3. die Homologie der Otolithen mit den äußeren Fischschuppen und, 4. eine im hinteren Sacculusabschnitt, bisher unbekannte Sinnesendstelle des Labyrinths von *Phoxinus* zeigen.

### Zusammenfassung

1. Der stark umgestaltete Saccolith der Ostariophysen-Knochenfische ist ein über die Macula sacculi unbeweglich befestigtes Gebilde, das durch die Flügel (Füße) mit dem Epithel in Verbindung steht.

2. Die Verbindung ist im Epithel durch die sog. Sockelplatten bezeichnet, die so bei dem ventralen, wie bei dem medialen und dem dorsalen Flügel ausgebildet ist, und durch welche die Bindefäserchen hindurchdringen. Die Fäserchen sind Verästelungen der in der Labyrinthwand sich befindlichen stärkeren Bündel.

3. Durch die Sockelplatte des medialen Flügels treten besondere Fäserchen in den Otolithenflügel und in den subotolithischen Raum ein. Diese sind die Fortsetzungen der außerhalb des Schädels sich befindlichen Fäserchen, die von der Protocolumella und aus den subcranialen Bindegewebe durch die obliterierte Fenestra sacculi und durch das Occipitale basale hindurchtreten und dadurch eine direkte Verbindung zwischen Außenwelt und Sinnesendstelle herstellen.

4. Zwischen dem lateralen Flügel und der Längsleiste (Septum longitudinale sacculi) findet eine funktionelle Verbindung statt, da die Längsleiste ein Bildungsorgan repräsentiert, das an der Bildung des lateralen Flügels und des Rückens des Otolithen teilnimmt.

5. Die laut der Annahme früherer Forscher dem Saccolithen der Ostariophysen-Knochenfische zugeschriebene Struktur und Funktion sind, als solche Ergebnisse, die an geschrumpften Objekten gewonnen waren, nicht den wahren Verhältnissen entsprechend.

25. Herr Dr. LUDWIG RODEWALD (Tulcea):

## Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der Gastrotrichenfauna Dobrogea's (Rumänien).

(Vorläufige Mitteilung.)

### I. Einleitung.

Über Gastrotrichen ist bis zum heutigen Tage noch nichts aus der Dobrogea bekanntgeworden (LEPSI [9]). Es ist wohl die Abgelegenheit dieser Provinz einerseits als auch die verkehrstechnischen Schwierigkeiten andererseits, welche Forscher davon abgehalten haben, die überaus interessante Gastrotrichenfauna dieser Provinz einem eingehenden Studium zu unterziehen. Dieser Umstand ist wohl sehr zu bedauern, bieten doch die verschiedenen Wassertypen dieser faunistisch so reichen Provinz dem Forscher ein mehr als mannigfaltiges Bild.



Auch sind unsere Kenntnisse der Systematik und Ökologie der Gastrotrichenfauna der Brackwassergewässer und Meeresstrandtümpel im allgemeinen noch sehr gering.

Ich habe nun neben der Rädertierfauna Dobrogeas, die ich seit einer Reihe von Jahren untersuchte, auch die Gastrotrichenfauna dieser Provinz einer Untersuchung unterworfen. So ist es mir nun möglich geworden, nach einem dreijährigen Studium ein allgemeines Bild über die Zusammensetzung der Gastrotrichenfauna der süßen und salzigen Gewässer Dobrogeas zusammenstellen zu können und gleichzeitig auch in die ökologischen Geheimnisse dieser seltenen Grund- und Pflanzenbewohner unserer süßen und salzigen Seen einzudringen, ohne aber den Anspruch erheben zu wollen, daß vorliegender Artikel die gesamte Gastrotrichenfauna der Dobrogea umfasse.

Die Studien wurden während der Jahre 1935–1937 immer im Monate August in folgenden Süß- und Brackwasserseen ausgeführt:

Süßwasserseen:

- Der Siut-Ghiol-See;
- Der Tăbăcărie-See;
- Der Tatlagiac-See;
- Der Mangalia-See (schwach oligohalin).

Die Brackwasserseen:

- Der Agigea-See;
- Der Eforia-See;
- Der Razelm-See;
- Der Sinoe-See;
- Der Smeica-See;
- Der Golovița-See.

Eine nähere Beschreibung derselben findet sich in meinen Arbeiten über Rädertiere [21, 22].

## II. Systematische Ergebnisse.

Im Verlaufe der von mir angestellten Untersuchungen wurden folgende Arten in den oben erwähnten Seen gefunden:

1. *Ichtydium cyclocephalum* Grünsp.
2. *Lepidoderma squamatum* Duj.
3. *Heterolepidoderma marinum* Rem.
4. *Heterolepidoderma ocellatum* Metschn.
5. *Chaetonotus balticus* Rem.

6. *Chaetonotus marinus* Giard.
7. *Chaetonotus antipai* n. sp.
8. *Chaetonotus similis* Zel.
9. *Chaetonotus maximus* Ehrbg.
10. *Chaetonotus longispinosus* Stok<sup>1</sup>.

### III. Ökologische Ergebnisse.

#### 1. Der Wohnraum.

Die Gastrotrichen der Dobrogea unterscheiden sich, was ihren Wohnraum anbetrifft, im allgemeinen in nichts von den Tieren anderer Fundorte. Sie sind fast ausschließlich Bewohner des litoralen Benthos. Während nun aber die Süßwassergastrotrichen ihre maximale Entwicklung in den pflanzenwuchsreichen Litoralregionen der Süßwasserseen Dobrogeas besitzen und sich so in nichts von den Süßwassergastrotrichen anderer eutropher Fundorte unterscheiden, ist der Wohnraum der im Brackwasser lebenden Gastrotrichen von denen des Meeres ganz erheblich verschieden. Sie leben hier ausschließlich zwischen Pflanzen. Nach REMANE [16] kommen die Meeresgastrotrichen fast ausschließlich im reinen Meeressande vor. Eine Ausnahme bilden nur 5 Arten, und zwar *Hemidasys agaso* Clap., *Macrodasys buddenbrocki* Rem., *Heterolepidoderma marinum* Rem., *Ichtydium cyclocephalum* Grünsp. und *Ichtydium tergestinum* Grünsp. (REMANE [16, S. 20]), von denen die drei letzteren Arten auch auf Algen leben. In der Dobrogea leben die hier gefundenen Arten dieser ökologischen Gruppe nur in Algenwatten, während sie im Sande fehlen.

#### 2. Die Umweltsbedingungen.

##### a) Einfluß des $p_H$ auf die Gastrotrichenfauna.

Im Verlaufe der Studien konnte festgestellt werden, daß die Gastrotrichen in Übereinstimmung mit den Rädertieren vom  $p_H$  des sie umgebenden Mediums in gewissem Sinne abhängig sind. Jedoch gibt es auch in dieser Gruppe Formen, welche  $p_H$ -Unterschieden gegenüber mehr oder weniger empfindlich sind. So scheint *Lepidoderma squamatum* eine gegen  $p_H$ -Unterschiede ziemlich unempfindliche Art zu sein. Ich habe dieselbe auch in sauren Medien der Hochmoore nachweisen können. In der Dobrogea kommt sie im Siut-Ghiol in Medien mit einem  $p_H$  von 8,42 und

<sup>1</sup> Dieselben werden, da nur ein beschränkter Raum zur Verfügung steht, im »Zoologischen Anzeiger« 1888 näher beschrieben.

einem Salzgehalt von 0,5285% vor. Sie ist also als indifferente [19] Art anzusehen.

Auch *Chaetonotus maximus* und *similis* sind Gastrotrichenarten, welche sowohl in saueren als auch basischen Medien in Rumänien nachgewiesen werden konnten. Allerdings ist ihr Vorkommen nur bis zur  $p_H$ -Grenze sechs beobachtet worden. Wir müssen sie jedoch trotzdem als indifferente Arten ansehen, obwohl diese Arten in Medien mit einem kleineren  $p_H$  als 6 nicht gefunden wurden. *Heterolepidoderma ocellatum* wurde auch einmal in einem schwach saueren ( $p_H = 6$ ) Hochmoorteich gefunden. Sie scheint jedoch mehr basiphil zu sein. *Chaetonotus longispinosus* ist bis jetzt nur in basischen Medien gefunden worden. Wir müssen dieselbe als basiphile Art ansehen<sup>2</sup>.

#### b) Der Einfluß des Salzgehaltes auf Gastrotrichen.

Wenn wir die Meeresformen *Chaetonotus balticus* Rem. und *Ch. marinus* Giard., die im Meere in reinem Meeressand vorkommen, in den Brackwasserbiotopen der Dobrogea, in welchen sie gefunden wurden, betrachten, so müssen wir zu unserer Überraschung feststellen, daß diese typischen Sandbewohner in den Brackgewässern der Dobrogea ausschließlich in pflanzenwuchsreichen Uferregionen bis unter die Oberfläche des Wassers vorkommen.

Es scheint dies auch bei der Gruppe der Gastrotrichen eine Bestätigung der allgemein bekannten Regel zu sein, daß Meeres- oder Brackwassertiere, die ins Süßwasser eindringen, einen größeren  $O_2$ -Bedarf besitzen und so Regionen besiedeln, welche größere Sauerstoffmengen zur Verfügung zu stellen imstande sind (THIENEMANN [24]).

Diese Regel könnte man insofern erweitern, indem man dieselbe auch bei den ins Brackwasser eingedrungenen Meeresgastrotrichen zur Anwendung zu bringen versucht. Und siehe da, es läßt sich dasselbe auch hier beobachten. Es wäre also nun folgendes zu sagen: es ist zu beobachten, daß Meeresgastrotrichen, die ins Brackwasser eindringen, oder als Überbleibsel einer einstigen Meeresfauna hier weiterleben, ein größeres Sauerstoffbedürfnis an den Tag legen und sauerstoffreichere Gebiete beziehen. Diesen Sauerstoff bieten ihnen die algenreichen Uferzonen und die

<sup>2</sup> Rumänien besitzt viele typische acidophile und basiphile Gastrotrichen-Arten, so daß, obwohl die dobrogeaer Exemplare sich nicht als gute Beispiele für diese ökologische Regel eignen, ich in Hinsicht auf die Resultate anderer Provinzen diese Regel auch für die Dobrogea anwende.

Pflanzenregionen unterhalb der Wasseroberfläche. So kommt es, daß reine Sandbewohner, wie *Ch. balticus* und *marinus* im Agigee-See ausschließlich zwischen Pflanzen gefunden wurden. Auch *Heterolepidoderma marinum* lebt in den, dem Meere anliegenden Seen zwischen Pflanzen. Es scheint also bei diesen Formen, die in Medien mit kleinerem Salzgehalt gelangen, durch das Wechseln des Mediums ein größeres Sauerstoffbedürfnis zu entstehen. Doch kann diese Erklärung diese Erscheinung nicht restlos aufklären, da REMANE [28, S. 213] gezeigt hat, daß Meeresgastrotrichen, die in sauerstoffreichen Uferzonen des Meeres zwischen Sand leben, also stenohaline Meeresformen, in Gefäßen ohne Durchlüftung wochenlang leben bleiben und sich auch fortpflanzen, also vom Sauerstoff nicht abzuhängen scheinen. Es scheint dieses Aufsuchen von sauerstoffreicheren Medien mit osmoregulatorischen Erscheinungen zusammenzuhängen, welche dann entstehen, wenn eine stenohaline Meeresart in Medien mit geringerem Salzgehalt eindringt und dadurch gezwungen wird, die ihr eigentümliche Molarkonzentration irgendwie aufrechtzuerhalten, wodurch ein Sauerstoffbedürfnis mit Mediumwechsel entsteht. — Während also bei reinen Meeresarten das Bewohnen  $O_2$ -reicher Sandgebiete eine mehr oder weniger ökologische Erscheinung zu sein scheint, ist es möglich, daß bei den in Brackwasser mit schwankendem Salzgehalt eingewanderten Meeresarten nicht zuletzt auch physiologische Erscheinungen mitspielen<sup>3</sup>).

Das Brackwasser beeinflußt auch die quantitative und qualitative Entwicklung der Gastrotrichenfauna. Es ist in den Brackgewässern der Dobrogea eine sowohl quantitative als auch qualitative Armut an Arten zu beobachten. Diese Feststellungen stehen zu den Beobachtungen an Rädertieren im Gegensatz.

#### c) Die Beziehungen der Gastrotrichenfauna zu den einzelnen Brackwassergebieten.

Wenn wir den Versuch unternehmen wollten, die Gastrotrichen der Brackgewässer Dobrogeas nach REDEKES [13] System, bzw. nach den Zonen, die nach KNUDSENS Formel (REMANE [17, S. 49]) bestimmte Salzgehaltsgrenzen aufweisen, einzuteilen, so stoßen wir auf Schwierigkeiten, die so leicht nicht zu überwinden sind.

<sup>3</sup> Hier wäre es Sache der Physiologen, diese auch bei Rädertieren beobachtete Erscheinung experimentell zu überprüfen. Osmoregulatorische Erscheinungen wurden z. B. schon bei Infusorien beobachtet.



*Ichtydium cyclocephalum*, eine Gastrotrichenart, die bis heute nur im Mittelländischen Meer gefunden wurde, kommt in der Dobrogea im Litoral des Razelm-Sees bei Portitza mit einem Salzgehalt von  $8-10\text{‰}$  vor. Der Salzgehalt dieses Sees ist sehr schwankend und hängt von der Wassermenge ab, welche die Donau diesem See während der Überschwemmungsperiode zuführt. (Im Jahre 1937: Salzgehalt =  $3-6\text{‰}$ .) Doch ist gerade an der Fundstelle von *I. cyclocephalum*, die in der Nähe der Verbindung mit dem Meere liegt, eine gewisse Konstanz der Salinität zu beobachten. Wenn wir die Salinität der dobrogeaer Fundstelle mit der unvergleichlich höheren des Golfes von Triest vergleichen, so müssen wir *I. cyclocephalum* als eine gegen Salzgehaltsschwankung widerstandsfähigere, also euryhaline Meeresart ansehen, ohne dieselbe aber der meso- oder polyhalinen Zone einreihen zu können.

Auch *Heterolepidoderma marinum*, eine von REMANE im Meere als auch Meerestrandgräben gefundene Gastrotrichenart, ist als eine euryhaline Meeresart anzusehen. *Chaetonotus marinus* und *balticus* sind Meeresformen, welche in der Dobrogea zwar bis in die mesohaline Zone eindringen, trotzdem aber als stenohaline Arten dritten Grades angesehen werden müssen, ohne aber der meso- oder polyhalinen Zone eingereiht werden zu können.

*Chaetonotus antipai* scheint eine endemische stenohaline Brackwasserform zu sein, welche sich aus einer ihr nahestehenden eingewanderten Süßwasserform gebildet zu haben scheint, wie ein Vergleich mit *Chaetonotus zelinkai*, var. *graecensis* und *murrayi* wahrscheinlich macht.

*Chaetonotus maximus* und *longispinosus* sind weitverbreitete Süßwasserformen, welche allen Anscheines erst nach der fast völligen Aussüßung des Mangalia-Sees in denselben eingewandert sind, doch spricht das Vorkommen von *Chaetonotus maximus* im Aral-See [3] dafür, daß diese Art eine euryhaline Süßwasserart ist, welche wahrscheinlich schon früher, als der Mangalia-See noch brackigen Charakter besaß, hier eingewandert ist und bis in oligo, bzw. mesohaline Medien eindringen kann (Aral-See).

Vielleicht gehört auch *Lepidoderma squamatum* in diese Kategorie.

Was das Vorkommen von *Chaetonotus similis* im salzigen Agigea-See anbetrifft, so ist dasselbe wohl nur ein zufälliges wie ich früher erwähnte und kann man aus diesem einzigen Befund noch keine Schlüsse über eine eventuelle Euryhalinität dieser Art ziehen, jedoch spricht ihr Vorkommen in saueren Moortümpeln der Buko-

wina für große Widerstandsfähigkeit chemischen Einflüssen gegenüber. *Heterolepidoderma ocellatum* ist eine euryhaline Süßwasserart, die in Gebiete bis Salzgehalt = 10‰ eindringt und wahrscheinlich Relikt eines früheren Brackwassersees ist.

### 3. Die Biocönosen.

*Lepidoderma squamatum* und *Heterolepidoderma ocellatum* leben in der Litoralzone des Siut-Ghiol zwischen Characeen außer mit anderen Mikroorganismen mit folgenden Rädertierarten zusammen: *Philodina hexodonta*, *Notommata silpha*, *Erignatha clastopis*, *Lecane tenuiseta*, *Lophocharis oxysternon*, *Lepadella ovalis*, *patella*, *Monostyla tulla* und *Tripleuchlanis plicata*. Obwohl der Siut-Ghiol-See heute fast vollständig ausgesüßt ist, zeigt seine Fauna doch noch deutliche Reste einer einstigen Meeres- bzw. Brackwasserfauna<sup>4</sup>. Unter diesen interessanten Meeresrelikten ist auch *Mesomysis agigensis* Băcescu, eine Meeresmysidee, zu nennen, die, obwohl sie eine typische marine Form ist, auch in der Litoralregion des Siut-Ghiol-Sees häufig vorkommt (BĂCESCU [2, S. 44]). Als Relikt einer einstigen Brackwasserfauna wäre das Rädertier *Tripleuchlanis plicata* anzusehen. Doch auch *Lepadella patella* und *ovalis* sind häufige Vertreter der Brackwasserfauna.

Im Razelm-See leben *Heterolepidoderma marinum*, *ocellatum* und *Ichtydium cyclocephalum* mit folgenden Rädertieren in der Litoralregion zusammen: *Brachionus urceus*, *plicatilis* var. *rotundiformis*, *plicatilis*; *Lecane luna*, *Lepadella patella* und *Colurella colurus*.

Hier haben wir eine ungefähr mesohaline Brackwasser-Rädertierfauna vor uns. *Heterolepidoderma marinum*, *Chaetonotus balticus*, *marinus*, *antipai* und *similis* leben in der Litoralzone des Agigea-Sees mit folgenden Rädertieren zusammen: *Rotaria rotatoria*, *Encentrum oculatum*, *Proales similis*, *Cephalodella mineri*, *marina*, *catillina*, *epitedia*; *Eosphora najas*, *Brachionus plicatilis* var. *rotundiformis*, *orientalis*, *capsuliformis*, var. *brevispinus*, *urceus*; *Lecane nana*, *lauterborni*; *Monostyla lamellata*, *thaleri*; *Lepadella amphitropis*, *patella*, var. *similis*, *ovalis* und *Colurella adriatica* f. *γ*.

*Heterolepidoderma ocellatum*, *Chaetonotus maximus* und *longispinus*, die 3 Gastrotrichenvertreter des Mangalia-Sees sind zum großen Teile euryhaline Süßwasserformen, die mit folgenden

<sup>4</sup> Siehe auch LEPSI [10] und RODEWALD [22].

Rädertieren zusammen leben: *Euchlanis dilatata*, *Brachionus bakeri* var. *brevispinus*, *pala* f. *amphiceros*, *angularis*; *Philodina megalotrocha*, *Ratulus bicristatus* und *Trichotria pocillum*. Auch hier sind neben euryhalinen Gastrotrichenarten Reste einer Brackwasser-Rädertierfauna, wie *Euchlanis dilatata*, *Brachionus brevispinus* und *angularis* vorhanden.

#### 4. Zoogeographische Verbreitung.

Wenn wir die Zusammensetzung der Gastrotrichenfauna Dobrogeas vom zoogeographischen Standpunkte betrachten, so sehen wir, daß dieselbe ein Gemenge von Formen ist, deren regionale Verbreitung eine in den meisten Fällen sehr geringe ist.

Wir finden hier typisch mediterrane Formen, wie *Ichtydium cyclocephalum*, neben typischen Ost- (*Chaetonotus balticus*) und Nordseeformen (*Chaetonotus marinus*). Doch finden wir auch Formen, welche beiden Meeren gemeinsam sind, wie *Heterolepidoderma marinum*. Neben diesen finden sich noch weitverbreitete, wir können ruhig sagen, kosmopolitische Formen wie *Lepidoderma squamatum*, *Het. ocellatum*, *Chaetonotus similis*, *maximus* und *longispinosus*.

Das Vorfinden einiger bis jetzt regional stark beschränkten Arten bestätigt REMANES [16, S. 19] Feststellung, daß es verfrüht wäre, aus den einzelnen Fundstellen auf eine starke regionale Differenzierung der Gastrotrichenfauna zu schließen. Der Grund liege vielmehr in der mangelhaften Durchforschung der Gastrotrichenfauna im allgemeinen. Diese Feststellungen REMANES werden durch obige Tatsachen bestätigt.

Wir finden also in Übereinstimmung mit der Zusammensetzung der Rädertierfauna in den dobrogeaer Brackgewässern eine interessante Mischfauna mediterraner, Ost- und Nordseeformen.

Ob diese Arten Relikte aus dem alten pontischen Brackwassermeeere, bzw. Mittelmeerrelikte sind, ist heute schwer zu entscheiden. Doch ist es sehr leicht möglich, daß die Ost- und Nordseearten auch durch Verschleppung der Eier durch Zugvögel in die Brackwasserseen der Dobrogea eingeschleppt worden sind, da diese Seen im Bereiche des Vogelzuges liegen, ja sogar für diesen eine wichtige Zwischenstation bilden. So wäre möglicherweise auch das Eindringen des mediterranen *Heterolepidoderma marinum* zu deuten. Doch ist für einige Arten die Reliktentheorie nicht von der Hand zu weisen.

Im großen und ganzen zeigt aber die Zusammensetzung der Gastrotreichenfauna der Dobrogea, vom zoogeographischen Standpunkte aus betrachtet, daß die geographische Verbreitung der Gastrotreichen in Übereinstimmung mit derselben der Rädertiere von den ökologischen Verhältnissen mehr bestimmt wird als von der geographischen Lage des jeweiligen Fundortes..

#### IV. Zusammenfassung.

1. Im vorliegenden Aufsatz sind die Ergebnisse eines dreijährigen Studiums der Gastrotreichenfauna der süßen und salzigen Gewässer der Dobrogea bekanntgegeben.

2. Die Zahl der aus der Dobrogea bekannten Gastrotreichenarten beträgt nach diesem Studium 10 Arten, von denen 6 für Rumänien, 1 für die Wissenschaft und sämtliche Arten für die Dobrogea neu sind, da dieses Gebiet auf Gastrotreichen hin noch nicht untersucht wurde.

3. Alle bis jetzt in der Dobrogea nachgewiesenen Gastrotreichen sind Bewohner des litoralen Benthos.

4. Was den Einfluß des  $p_H$  auf Gastrotreichen anbetrifft, so sind *Lepidoderma squamatum*, *Chaetonotus maximus* und *similis* indifferente Arten, d. i. sie sind in Rumänien sowohl in sauren als auch basischen Medien nachgewiesen worden. *Heterolepidoderma ocellatum* wurde auch einmal in einem Medium mit  $p_H$ -6 gefunden. Doch ist sie wahrscheinlich basiphil. *Chaetonotus longispinosus* ist eine basiphile Art.

5. Der wechselnde Salzgehalt des Mediums beeinflusst die Gastrotreichen auch in bezug auf ihre physiologischen Funktionen. Das gesteigerte Sauerstoffbedürfnis von Meeresformen die in salzgehaltärmere brackige Medien gelangen, bedingt einen Wohnraumwechsel, durch welchen Sandformen zu pflanzenbewohnenden Formen werden. (Übereinstimmung mit THIENEMANN [24].)

6. Was die quantitative und qualitative Entwicklung der Brackwassergastrotreichen anbetrifft, so ist im Gegensatz zu den Feststellungen an Rädertieren eine quantitative und qualitative Armut an Arten zu beobachten.

7. Die Gastrotreichenfauna der Brackgewässer der Dobrogea besteht aus euryhalinen Meeresformen (*Ichtydium cyclocephalum* und *Heterolepidoderma marinum*), aus stenohalinen Meeres- bzw. Brackwasserformen (*Chaetonotus marinus*, *balticus* und *antipai*) und euryhalinen Süßwasserarten (*Chaetonotus maximus*, *Lepidoderma squamatum*, *ocellatum* und *Chaetonotus similis*).



8. Eine biologische Einteilung der Gastrotrichenfauna nach den einzelnen Brackwassergebieten REDEKES bzw. nach den Zonen die sich nach KNUDSENS Formel (REMANE [17, S. 49]) ergeben, ist äußerst schwierig, wenn nicht unmöglich, da die Empfindlichkeit der meisten halophilen Gastrotrichenarten dem Salzgehalte gegenüber eine geringe ist und dieselben darum in mehreren Zonen vorkommen.

9. In der Dobrogea leben die Gastrotrichen hauptsächlich mit Rädertieren zusammen. Diese dem Brackwasser angepaßte Lebensgemeinschaft zeigt in den Brackgewässern nicht immer Vertreter einer ausgesprochenen Brackwasserfauna. Während man in dem schwach oligohalinen Mangaliasee noch Relikte einer einstigen Brackwasser-Rädertierfauna trifft, können wir hier nicht mehr von eigentlichen Brackwassergastrotrichen sprechen. Im Siut-Ghiol, der schon ausgesüßt ist, konnte sich noch neben ausgesprochenen Süßwassergastrotrichen die euryhaline Süßwasserart *Heterolepidoderma ocellatum* erhalten. Doch gibt es hier auch ausgesprochene Meeresrelikte. Die Zusammensetzung der Rädertierfauna dieser Lebensgemeinschaft ist dem Charakter des Mangalia-Sees ähnlich.

10. Vom zoogeographischen Standpunkte aus betrachtet ist die Brackwassergastrotrichenfauna der Dobrogea eine interessante Mischfauna mediterraner, Ost- und Nordseeformen. Das Vorfinden dieser bisher regional äußerst beschränkten Arten verkleinert die Möglichkeit einer starken regionalen Differenzierung der Gastrotrichenfauna.

Es ist wahrscheinlich, daß diese Arten auch durch Zugvögel hierher verschleppt wurden, doch ist für einige Arten die Relikten-theorie nicht von der Hand zu weisen. Im großen und ganzen wird die Zusammensetzung der Gastrotrichenfauna in Übereinstimmung mit jener der Rädertiere von den ökologischen Verhältnissen mehr bestimmt als von der geographischen Lage des jeweiligen Fundortes.

### Literatur.

1. ANTIPA, GR., Ziele und Wege Ichthyologischer Forschung im Schwarzen Meere. Académie Roumaine 18, No. 6-9 (1936). — 2. BĂCESCU, M., Noutăți mysidologice. Rev. Stiinț. V. Adamachi 22, Nr. 1 (1936). — 3. BEKLEMISHEV, J. N., Nouvelles contributions à la faune du lac Aral. Russ. hydrobiol. Z. 1, No. 9-10. 1922. — 4. BLAKE, CH., Nomenclatorial notes on Gastrotricha. Science 77 (1933) 606. (Nach Biol. Abstr.). — 5. BRAUER, A., Die Süßwasserfauna Deutschlands. Rotatoria und Gastrotricha. Heft 14. 1912. — 6. GRÜNSPAN, TH., Beitrag zur Systematik der Gastrotrichen; in: Zool. Jb. (Syst.) 26 (1907). — 7. GRÜNSPAN, TH., Die Süßwassergastrotrichen Europas. Fauna Aquatica Europaeae. Ann. Biol. lacustre 4 (1910). — 8. LEPSI, I., Microbiologie cismelor din Cavarina-Dobrogea

Orăstie 1925. — 9. LEPSI, I., Despre fauna Dobrogei. Revista Stiintifica »V. ADAMACHI« 15, Nr. 2-5 53-61. (1929). — 10. LEPSI, I., Zur Biologie des Siut-Ghiol. Acad. Roumaine XVI-ème Année, Nr. 6-7 (1934) 1-12. — 11. MOLA, P., Sinossi rotiferologica e gastrotricolica italiana. Boll. pesca, piscie idrobiol. Roma 13 (1935). — 12. PREOBRASHENSKAYA, E. N., Distribution of Gastrotricha in water reservoirs of Kosino and its vicinity, near Moscow. Arb. biol. Stat. Kossino (1926). — 13. REDEKE, H. C., Zur Biologie der niederl. Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. Amsterdam 22 (1922). — 14. REMANE, A., Marine Gastrotrichen aus der Ordnung der Chaetonotoidea. Zool. Anz. 66 (1926). — 15. REMANE, A., Zur Frage der Sommer Eier der Gastrotrichen. Zool. Anz. 69 (1926). — 16. Gastrotrichen in Tierw. Nord- u. Ostsee. VII. d. — 17. REMANE, A., Die Brackwasserfauna. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 36 (1934) 34-74. — 18. RODEWALD, L., Fauna Rotiferelor din Bucovina. Bul. Fac. Stiinte Cernauti 8 (1934). — 19. RODEWALD, L., Rädertierfauna Rumäniens. I. Zool. Anz. 111 (1935). — 20. RODEWALD, L., La fauna des Rotifères de printemps aux environs de Chisinau. Bul. Muz. Istor. nat. Chisinau 1935, 18-37. — 21. RODEWALD, L., Rädertierfauna Rumäniens. II. Zool. Anz. 118, Heft 9/10 (1937). — 22. RODEWALD, L., Contribution à l'étude de la faune des Rotifères des eaux douces et salées de Dobrogea. Ann. sci. Univ. Iassy. — 23. SCHOENICHEN, W., Einf. Lebensf. d. Tier- u. Pflanzenr. Urt. Rädert. Berlin 1927. — 24. THIENEMANN, A., *Mysis relicta* im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser. Zool. Jb. Physiol. 45 (1928). — 25. VOIGT, M., Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. Forschungsber. Plön 1904. — 26. VOIGT, M., Nachtrag zur Gastrotrichenfauna Plöns; in: Zool. Anz. 34 (1909). — 27. ZELINKA, C., Die Gastrotrichen. Eine monographische Darstellung ihrer Anatomie, Biologie und Systematik; in: Z. wiss. Zool. 49, Heft 2, (1889) 209-384, Tab. 19-15, 10 Holzschn. — 28. REMANE, A., Gastrotricha und Kinorhyncha; in: Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tiere. IV. Bd., II. Abt., 1. Buch, Tl. 1 u. 2.

## 26. GOTTWALT CHRISTIAN HIRSCH

(Im Namen von L. H. BRETSCHNEIDER u. J. J. DUYVENÉ DE WIT)  
Univ. Utrecht, Lab. f. exper. Histol.:

### Die Arbeitsphasen der Follikelzellen des Bitterlings. Der Einfluß des Ovariums auf das Auswachsen der Legeröhre.

(Mit 5 Abbildungen.)

Die Arbeitsphasen von einzelnen Drüsenzellen und der Arbeitsrhythmus von Drüsen als einem Ganzen sind in meinem Laboratorium in den letzten 15 Jahren an verschiedenen Objekten untersucht worden: an den Verdauungsdrüsen der Schnecken, an der Mitteldarmdrüse des Flußkrebses, an dem Pankreas der Maus und an den Darmzellen von *Ascaris*. In den ersten drei der genannten Untersuchungsreihen haben wir morphologisch und physiologisch die Arbeitsweise von Drüsen mit Hilfe der Stufenzählmethode festgestellt. Wir sind in diesen Fällen ausgegangen

von einem quantitativ bestimmten Reiz und haben am Ende des Geschehens ein bestimmtes Produkt der Arbeit quantitativ gemessen: die Menge des erzeugten Fermentes. Dann haben wir untersucht, was zwischen der Reizsetzung und dem Erscheinen des Produktes geschieht: und zwar erstens in den einzelnen Zellen — und zweitens in der Drüse als einem Ganzen. Wir haben in den ersten drei Fällen gefunden, daß die einzelnen Drüsenzellen gewisse Arbeitsphasen besitzen, und daß das Organ als Ganzes eine bestimmte Arbeitsweise zeigt und zwar entweder eine rhythmische oder eine arhythmische. Man findet eine Zusammenfassung dieser Ergebnisse in dem Archiv für experimentelle Zellforschung 1937, in der Rivista di Biologia 1938 und in den Ergebnissen der Physiologie Januar 1939.

J. J. DUYVENÉ DE WIT hat 1935 damit begonnen, das Auswachsen der Legeröhre des Bitterlings durch Zusatz verschiedener Hormone künstlich hervorzurufen. Es ist möglich, diese Hormone dem Aquariumwasser beizufügen in einer bekannten Konzentration und dann quantitativ zu bestimmen, wie die Legeröhre im Laufe der folgenden Stunden auswächst. Wir haben es hier mit etwas sehr Ähnlichem zu tun wie mit den Untersuchungen der Verdauungsdrüsen: es wird ein bekannter Reiz quantitativ verabfolgt und es kann der Effekt des Reizes auch quantitativ gemessen werden: J. J. DUYVENÉ DE WIT benutzte zu diesem Zwecke als Einheitsmaß die Länge der Analflosse des betreffenden Individuums, und maß, wie lang die ausgewachsene Legeröhre zu bestimmten Stunden nach der Reizsetzung ist, d. h., welches Größenverhältnis zwischen Analflosse und Länge der Legeröhre besteht.

### I. Latenzzeit und Auswachszeit.

Die Latenzzeit ist diejenige Zeit, welche verstreicht zwischen der Setzung des Reizes durch Hinzufügung eines bestimmten Hormones zum Aquariumwasser und dem Beginn des Auswachsens der Legeröhre; es ist also diejenige Zeit, welche nötig ist für die Resorption des reizenden Hormons durch die Kiemen des Fisches, für den Transport des Hormons im Blut bis zu denjenigen Hormondrüsen, welche dann das Oviduktin, d. h. dasjenige Hormon sezernieren, welches die Legeröhre zum Auswachsen bringt. Es ergab sich, daß diese Latenzzeit eine Stunde beträgt bei dem Progesteron. Dagegen hat das Östradiol (Follikulin) eine Latenzzeit von  $5\frac{1}{2}$  Stunden.

## II. Die Arbeitsphasen der Follikelzellen.

Was geschieht nun zwischen der Resorption des reizenden Hormones und dem Auswachsen der Legeröhre? Durch das reizende Hormon wird ein Einfluß ausgeübt, der sich im Prinzip auf drei Punkte im Inneren des Fisches erstrecken kann: erstens auf die Hypophyse; ihre Untersuchung ist schon in Angriff genommen. Zweitens auf das Ovarium: dieses ist nach der Stufenzählmethode statistisch durchuntersucht worden von L. H. BRETSCHEIDER mit etwa 15000 Zählungen. Drittens auf die Legeröhre selbst: die Auswertung der Versuche ist im Gange, jedoch noch nicht abgeschlossen.

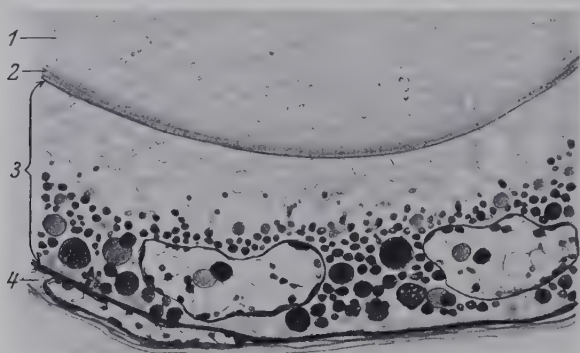


Abb. 1. Teil eines eitragenden Follikels, der sich in ein Corpus luteum verwandelt.  
(3): Granulosazellen zu Beginn der ersten Phase.

Figurenerklärung für Abb. 1 und 2:

- |                     |  |
|---------------------|--|
| 1 = Dotter          | 5 = Blutgefäß                                  |
| 2 = Oolemma         | 6 = Granulosazellen in amitotischer Vermehrung |
| 3 = Granulosazellen | 7 = Abgeschrünte Granulosazelle                |
| 4 = Thecazellen     | 8 = Zellgrenzen.                               |

Die Arbeit der einzelnen Follikelzellen eines Eies vom Bitterling zerfällt in drei hintereinandergeschaltete Arbeitsphasen: der Angriff auf das Ei und die darauffolgende Kooptation von Stoffen aus dem Ei — die Phase der Bereitung des Oviduktins und der Extrusion des Hormones in das Blut — die Phase des Zerfalls oder der Umdifferenzierung in Histiocyten. Diese drei Phasen lassen sich sehr schön in der Zeit von 5 Std. nach Reizung durch ein Hormon beobachten.

1. Phase: Der Angriff auf das Ei und die Kooptation von den Stoffen aus dem Ei. Die undifferenzierten Eizellen werden von 2 Schichten Follikelzellen umgeben: eine innere Schicht, welche dem Ei dicht anliegt, bildet die sog. Granulosa;



ihr Protoplasma besteht anfänglich aus einem Syncytium mit langgestrecktem, tangential orientierten Kernen. Dies scheinen die eigentlichen Bereiter des Oviduktins zu sein. Außen liegt eine zweite syncytiale Schicht: die Theca, aus welcher später u. a. Blutgefäße hervorgehen. Die Granulosaschicht leistet die Hauptarbeit. Die Arbeit beginnt mit einer teilweisen Auflösung der Ei-membran zwischen der Granulosaschicht und dem Ei-plasma; als Folge davon tritt Wasser aus dem Ei aus, die Ei-proteine werden entmischt und der Eikern löst sich auf, ja er kann geradezu explodieren. Dann



Abb. 2. Teil eines werdenden Corpus luteum. (3): Granulosazellen in amitotischer Vermehrung, Beginn der Dotterphagocytose.

ist zu sehen, daß in der Granulosaschicht aus dem Syncytium sich einzelne Zellen bilden. In jeder Einzelzelle liegt der Kern zuerst an der Außenseite. Die Zelle ist radiär angeordnet und sezerniert durch die in der Zelle aufgebaute Granula in das Ei hinein; es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Granula zum Abbau des Eies dienen. Jede einzelne Zelle wächst stark an; zuerst durch Wasseraufnahme und dann sehr schnell durch phagocytäre Aufnahme von Dotter aus dem Ei.

Damit treten wir in den zweiten Teil der ersten Phase ein: in die Kooptation. Große Dotterschollen und auch kleinere abgebaute Teile werden aus dem Ei in die Zelle aufgenommen. Sie werden hier weiter abgebrochen in einem Prozeß, welcher der intra-

plasmatischen Verarbeitung von aufgenommenem Eiweiß in den Darmzellen einer Turbellarie auffallend ähnelt. Die aufgenommenen Brocken werden intraplasmatisch schnell zerteilt und abgebaut. Damit hat die Zelle die für die Hormonbereitung notwendigen Rohstoffe aufgenommen und bereitgestellt.

2. Phase: Die Hormonbereitung und -vermehrung. Diese eben geschilderten Vorgänge geschehen an dem Pole der

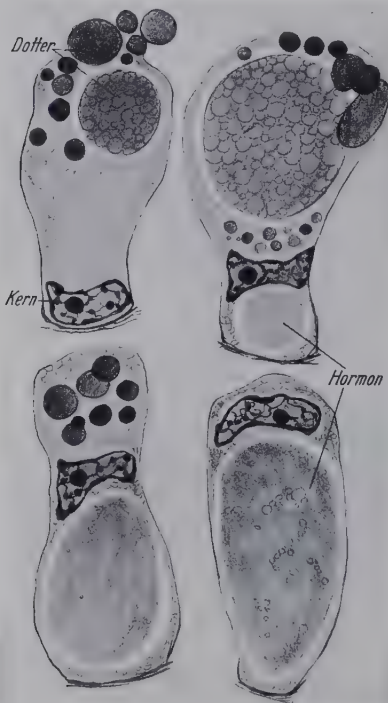


Abb. 3. Granulosazellen in verschiedenen Phasen der Oöthrophagocytose.

Zelle, welcher dem Ei zugekehrt ist. Noch während diese Vorgänge ablaufen, beginnt die zweite Tätigkeit der Zelle an dem entgegengesetzten Pole, welcher dem Ei abgekehrt ist. Hier liegt ursprünglich der Kern: er rückt langsam bis zur Mitte der Zelle vor und kommt schließlich an dem anderen Pole an, welcher dem Ei zugewendet ist (Abb 3). Zu gleicher Zeit wird an dem dem Ei abgewendeten Pole das Oviduktin aufgebaut. So stehen wir hier vor dem eigenartigen Falle, daß eine Zelle bipolar tätig ist und diese Tätigkeit sich ausdrückt in der Lage des Kernes und dem Ort der Arbeit.

Die Bereitung des Oviduktins konnte cytologisch durch L. H. BRETSCHNEIDER ziemlich weit verfolgt werden. Es hat sich herausgestellt, daß die Anzahl der Mitochondrien sich

zuerst vermehrt, daß an den Mitochondrien kleine mit Osmiumsäure durchimpfprägnierbare Präsubstanz<sup>1</sup> entsteht. Aus dieser Präsubstanz, welche sich stark vermehrt, entstehen GOLGI-Systeme<sup>1</sup> mit Osmium-impfprägnierbarem GOLGI-Externum und mit einem nicht-impfprägnierbaren GOLGI-Internum. Aus dem GOLGI-Internum entsteht unter langsamem Schwinden des Externums das

<sup>1</sup> Vgl. über diese Begriffe: G. C. HIRSCH, „Über den Formwechsel der GOLGI-Körper“. Protoplasma-Monographien. Berlin: Borntraeger 1938.

Produkt<sup>1</sup>, welches besteht aus einem Eiweißträger, der vielfach an seiner Außenseite bedeckt ist mit kleinen Fettkügelchen. Diese Eiweiß-Fettkomponente enthält das Oviduktin: das Produkt der Zelle (Abb. 4). Dieses Produkt wird an das Blut abgegeben:



Abb. 4. Granulosazellen auf dem Höhepunkt der Oviduktinbereitung.

Extrusionsphase. Die Blutgefäße haben sich in dieser Zeit stark vermehrt und sind bis tief in den ursprünglichen Eiraum eingedrungen: sie umgeben von allen Seiten die hormonbereitenden Zellen und empfangen das Hormon.

Während dieser selben Phase der Hormonbereitung findet gleichzeitig eine starke Vermehrung der hormonbereitenden Zellen statt. Diese Vermehrung geschieht nur auf Grund eines adäquaten Hormones, welches einen schnellen Anstieg der Kurve der Legeröhre zuwege bringt. Ist der Anstieg jedoch langsam, so ist die Vermehrung der Follikelzellen gering oder findet überhaupt nicht statt. Findet aber die Vermehrung statt, so ist sie sehr interessant: der Kern durchschnürt sich amitotisch,

das Protoplasma vermehrt sich, so daß vielfach kleine Syncytien entstehen. Das Protoplasma kann sich auch durchschnüren und die Tochterzellen bewegen sich rasch nach dem Eiinneren zu, wo sie dieselben ebengeschilderten Tätigkeiten durchlaufen und schließlich das Hormon bereiten und extruieren.

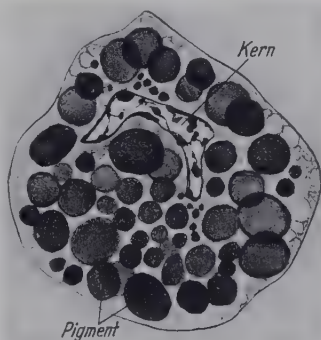


Abb. 5. Granulosazellen am Ende der Oviduktinbereitung. Im Plasma befindet sich das Corpus-luteum-Pigment.

3. Phase: Der Zerfall oder die Umdifferenzierung. Haben die Zellen ihre Hormonbereitungstätigkeit vollendet, so treten zuerst rote Körperchen in der Zelle auf, die alsbald gelb werden und durch diese gelbe Farbe schließlich ein »Corpus luteum« bilden (Abb. 5). Dieses gelbe Pigment ist nicht das Hormon selbst, sondern ein Restkörper. Von diesem Stadium ab können die Zellen zwei Wege gehen: sie können entweder degenerieren und schließlich ganz zerfallen oder sie können umdifferenziert werden zu langgestreckten Histioeyten, welche sich in besonderen Strömen in das Ovarium zurückbegeben.

Kimura fand, daß nach Kastration das Wachstum der Legeröhre ausblieb. Deswegen sind BRETSCHNEIDER und DUYVENÉ DE WIT dazu übergegangen, nicht nur die Geschehnisse in der einzelnen Zelle zu untersuchen, sondern auch durch die Stufenzählmethode festzustellen, wie das Ovarium als Ganzes auf verschiedenen adaequate Hormone in der Zeit antwortet. Diese Untersuchung geschieht jetzt dadurch, daß alle Eier eines Ovariums ausgezählt werden; es wird dann der Prozentsatz bestimmt derjenigen Eier, deren Follikelzellen sich in der ersten oder zweiten oder dritten Phase befinden. Diese Prozentsätze werden auf Kurven übertragen. Die quantitativen Ergebnisse weisen darauf hin, daß in der Tat ein Zusammenhang besteht zwischen der Sekretion des Ovariums und dem Auswachsen der Legeröhre. Die Resultate hiervon werden BRETSCHNEIDER und DUYVENÉ DE WIT in kurzem vorlegen.

### Angeführte Literatur.

J. J. DUYVENÉ DE WIT, Biologischer Nachweis zweier neuer Hormone durch *Rhodeus amarus* als Testobjekt. Proc. Kon. Ak. Wetensch. Amsterdam **40** Nr. 6 (1937) 559. — L. H. BRETSCHNEIDER und J. J. DUYVENÉ DE WIT, Über die Hormonkette: Wirksame Harnsubstanz → Ovar → Legeröhre bei *Rhodeus amarus*; bewiesen durch die histologische Stufenzählmethode. (Vorläufige Mitteilung.) Proc. Kon. Ak. Wetensch. Amsterdam **40**, Nr. 7 (Juni 1937) 624. — J. J. DUYVENÉ DE WIT, Die Reaktion des weiblichen und männlichen Bitterlings auf einige reine Sexualhormone. Klin. Wschr. **17** (1938) 376.



27. Herr Prof. W. E. ANKEL (Gießen):

## Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. (Referat.)

(Mit 68 Abbildungen.)

Daß die Nahrungsaufnahme der Gastropoden in erster Linie mit Hilfe einer Radula erfolge, ist eine jedem Studenten vertraute Lehrbuch-Aussage. Weiterbefragt, werden freilich Lehrbuch und Student nur noch zu berichten wissen, die Radula arbeite wie eine Raspel, womit im Grunde nicht viel mehr gegeben ist, als eine Übersetzung des lateinischen Wortes.

Prüft man daraufhin die speziellere Literatur, dann kann man nur die Feststellung machen, daß auch hier stichhaltige Angaben über die Funktion der Radula bei den Gastropoden spärlich sind. Soweit sie vorliegen, sind sie ohne Ausnahme unvollständig: In keinem einzigen Falle ist die Funktion der Radula beim lebenden Tier bisher vollständig analysiert oder gar im Zusammenhang des ganzen einheitlichen Geschehens »Nahrungsaufnahme« gesehen worden.

Nun gibt es Lücken auch anderwärts, doch ist die gezeigte ganz besonders auffallend und störend: sind doch gerade bei den Gastropoden sonst die Fragen der Ernährungsphysiologie in weg- und zielweisender Form vorangetrieben worden. Am Beginn steht die jetzt schon 23 Jahre zurückliegende Untersuchung von G. CHR. HIRSCH (1915) über »Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden«, deren damals völlig neuartige Begriffsbildung die vergleichende Betrachtung der Ernährung, vor allem bei den Wirbellosen, bis heute beeinflußt hat. Aber vom Autor selbst, von JORDAN und überhaupt von der Utrechter Schule, sowie von vielen anderen Autoren, die ich hier nicht aufzählen kann, sind in der Folgezeit in den gewiesenen Richtungen nur die Fragen der Verdauung und Resorption der Nahrung mit den angrenzenden Gebieten wirklich gefördert worden, während die der Aufnahme dort stehen gelassen wurden, wo sie standen. Nur BROCK hat kürzlich (1936) in seiner Monographie über »Die Suche, Aufnahme und enzymatische Spaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke« dem Freßvorgang wieder die nötige Betonung im Rahmen des ganzen Geschehens „Ernährung“ gegeben.

Betrachtet man diese Situation, dann hat man fast den Eindruck, ein so umfassendes und gründliches Standardwerk wie

TROSCHELS »Gebiß der Schnecken« (1856–66) übe bis heute, nach mehr als 70 Jahren, noch seinen Einfluß dahin aus, daß die Untersucher das Gebiet für abgetan und erledigt halten, während vielmehr gerade TROSCHELS Leistung nunmehr für uns eine ständige Forderung bedeuten sollte, wenigstens einige von den unendlich vielen, minutiös von ihm erarbeiteten Formtatsachen in ihre sinnvolle Beziehung zur Funktion zu bringen.

Denn tatsächlich ist es doch so: Niemand kann bis heute auf eine beweisbare und einleuchtende Art die Frage beantworten, wie eine *Limnaea*, eine *Helix* oder ein *Buccinum* eigentlich frißt — geschweige denn darüber unterrichten.

Eine zunächst beiläufige Beobachtung ließ mich vor einigen Jahren diese Feststellung treffen. Ich habe seitdem der Frage der Nahrungsaufnahme der Gastropoden und vor allem der Radula-Mechanik einen guten Anteil meiner Arbeit gewidmet. Wenngleich bis heute nur die ersten Schritte getan werden konnten und ich manche Untersuchung lieber weiter gefördert hätte, bevor ich darüber zusammenfassend berichte, bin ich doch der Aufforderung unseres Vorstandes, über »Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei Gastropoden« zu referieren, gerne nachgekommen. Seit SIMROTH im Jahre 1901 vor dem Internationalen Zoologen-Kongreß in Berlin »Über die Ernährung der Tiere und der Weichtiere im besonderen« gesprochen hat, ist vor deutschen Zoologen das Thema nicht behandelt worden.

Ich sehe meine Aufgabe darin, zu zeigen, was wir bis heute über das Gebiet wirklich wissen und wo die Wege und Mittel zu neuen Einsichten erkennbar werden. Die Notwendigkeit, mich zeitlich zu beschränken, erheischt eine Auswahl vor allem beim gesprochenen Referat, die durch persönliche Auffassung und eigene Untersuchungen<sup>1</sup> beeinflusst sein muß. Die noch schmale Basis unserer Kenntnisse macht die Begriffsbildung an manchen Stellen noch tastend; sie wird ihren Wert erweisen oder durch eine bessere ersetzt werden müssen. Auch über grundsätzliche Fragen der Begriffsbildung mich hier zu verbreiten, muß ich mir versagen.

Die naturgegebenen Lösungen der Aufgabe: »Erwerb und Aufnahme der Nahrung« lassen zunächst im groben unter den Gastro-

<sup>1</sup> Nicht verfehlen möchte ich den Hinweis, daß die Untersuchungen, soweit sie im Gießener Institut gemacht worden sind, ohne die Unterstützung der »Gießener Hochschulgesellschaft« nicht in diesem Umfange hätten durchgeführt werden können. Für die Förderung, die wir durch sie erfahren konnten, sei auch an dieser Stelle Dank gesagt.

poden ernährungsphysiologische Gruppen unterscheiden, die die Fülle der Erscheinungen zu ordnen gestatten.

Durch die Ausbildung ihrer Sinnesorgane und Freßapparate sind die reinen »Fleischfresser« so deutlich gekennzeichnet, daß sie ohne weiteres abgetrennt werden können. Unter den dann verbleibenden »Nicht-Fleischfressern« bilden die »Plankton-Sammler« und die »Parasiten« Gruppen mit ernährungsphysiologisch einheitlichen Merkmalen. Wie gleich gezeigt werden soll, kann ferner eine große Gruppe der »Weidegänger« abgegrenzt werden. Mancherlei Beziehungen in der Art und Mechanik der Nahrungsaufnahme verbinden die Weidegänger mit der kleinen Gruppe der »Schlammfresser« und schließlich mit Formen, die Gewebe niederer und höherer vielzelliger Pflanzen mit in die Tiefe des Freßgutes gehender Radulawirkung aufnehmen und die als »Pflanzenfresser« im engeren Sinne bezeichnet werden können.

In allen genannten Gruppen sind die artspezifischen Bindungen in der Wahl der Nahrung und der Art ihrer Aufnahme mehr oder minder streng. Vom einseitig festgelegten Spezialisten bis zum unter vielen Bedingungen lebensfähigen Allesfresser finden sich mannigfache Übergänge.

Aus verschiedenen, später von selbst einleuchtenden Gründen möchte ich unter den genannten Gruppen an erster Stelle die »Weidegänger« behandeln. Weidegänger sind alle diejenigen Formen, die auf ausgedehnteren Flächen dünn und oberflächlich verteilte Nahrungsstoffe durch anhaltende, gleichmäßig wiederholte Freßvorgänge aufnehmen. In erster Linie sind es Algen und vor allem Diatomeen, die den »Rasen« bilden, auf dem von Gastropoden geweidet werden kann; gelegentlich sind auch tierische Organismen, Einzeller oder flächenhaft ausgebreitete Vielzeller, an solchen Stellen zu finden. Weideflächen solcher und ähnlicher Art kommen im Meer, im Süßwasser und an feuchten Orten auch außerhalb des Wassers vor.

Bestimmend für die Lösung der Aufgabe, als Weidetier leben zu müssen, ist die Tatsache, daß es für Gastropoden nur magere Weiden gibt: Die als Nahrung verwertbaren Stoffe sind an sich nicht reich an verdaulichen Gehalten und liegen zudem stets in dünner, filmartiger Verteilung vor. Die Weidetätigkeit muß also wirksam und sie muß anhaltend sein, wenn sie den Bedarf des weidenden Tieres decken soll.

Bemerkenswerterweise ist diesen Anforderungen innerhalb der ganzen Gruppe der Gastropoden auf ein und dieselbe Art ent-

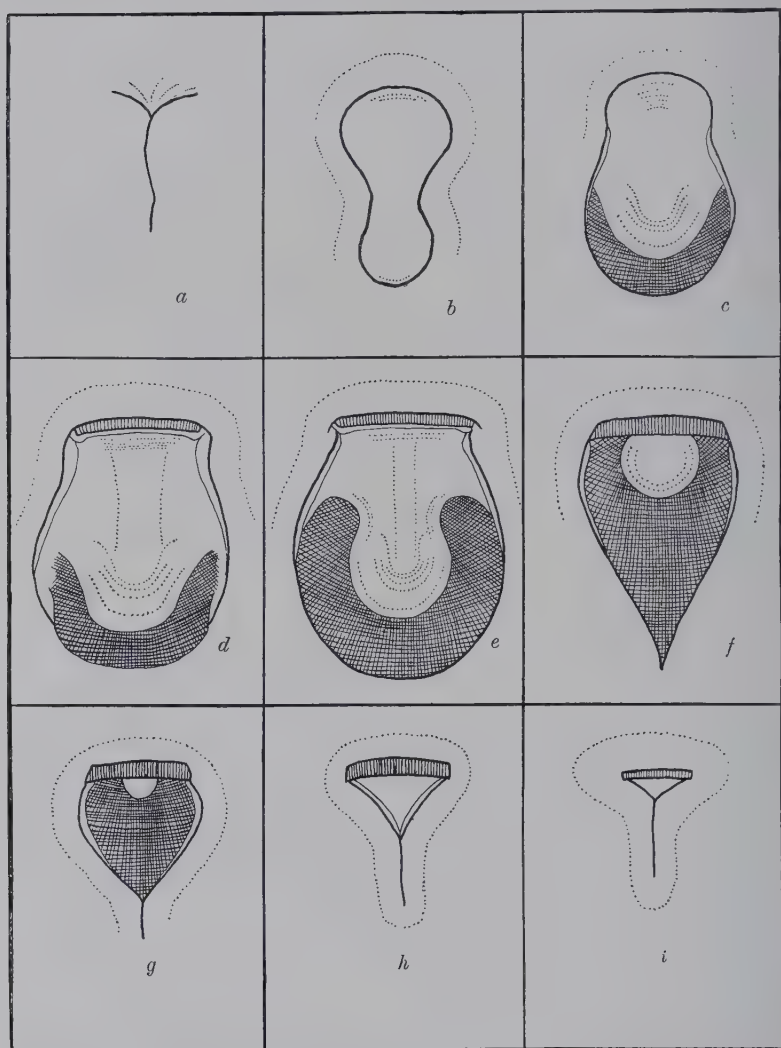


Abb. 1. *Limnaea stagnalis*. Freßtakt in 9 herausgegriffenen Folgezuständen. Nach Filmaufnahmen und Beobachtungen kombiniert, schematisch. Mund von vorne, Radula mit gekreuzten, Kiefer mit senkrechten Linien schraffiert. Beim rhythmischen Fressen folgt auf *i* wieder *a* usw. Urzeichnung: H. EIGENBRODT.

sprochen, soweit die reinen Weidebewegungen in Frage kommen. Ganz allgemein gelten für die Weidetätigkeit von Schnecken folgende Feststellungen:



1. In allen Fällen ist die Radula das Instrument, mit dem die Nahrung vom Weidegrund abgelöst und aufgenommen wird. Kiefer und andere cuticulare Mundbewaffnungen spielen, wenn überhaupt, nur eine beigeordnete Rolle.

2. Die Freßbewegungen der Radula werden bei der Weidetätigkeit in rhythmischer Folge wiederholt. Jedes einzelne Glied in der Kette der

rhythmischen Wiederholungen ist ein in sich geschlossener, verwickelter Vorgang, dessen Analyse uns in Beispielfällen später noch beschäftigen wird. Ein einzelner, in sich geschlossener Freßvorgang soll als »Freßtakt« bezeichnet werden (Abb. 1). Seine nachweisbare Wirkung auf den Freßgrund sei der »Biß«, die sichtbare Spur des Bisses, die »Bißspur« (Abb. 2). Mutatis mutandis gilt diese Bezeichnung, außer für die Weidegänger, auch für die übrigen ernährungsphysiologischen Gruppen, soweit sie die Radula rhythmisch bewegen.



Abb. 2. *Limnaea stagnalis*. Einzelne Bißspur auf einer bealigten Aquarienwand. Mikrophotographie<sup>2</sup>. Vergr. 40fach.

<sup>2</sup> Soweit nichts anderes angegeben, liegen stets unveränderte Uraufnahmen des Verfassers zugrunde.

Unten diesen Voraussetzungen besteht die Gemeinsamkeit aller weidenden Gastropoden in einer gemeinsamen Weise, die Bisse beim Weiden räumlich zu verteilen und damit Bißspuren auf dem Freßgrund in bestimmter Ordnung zu hinterlassen. Die Gesamtheit aller Bißspuren erscheint uns als »Freßspur« (z. B. Abb. 3), deren vergleichende Betrachtung bei verschiedenen Gastropodenformen uns über die Weidebewegung den besten Aufschluß geben kann.

Ich zeige zum Vergleich aus dem mir zur Verfügung stehenden Material und aus Untersuchungen von mir und meiner Schülerin H. EIGENBRODT folgende Freßspuren:

1. Freßspuren eines »docoglossen« Prosobranchiers (*Helcion*): Abb. 3.

2. Freßspuren eines »rhipidoglossen« Prosobranchiers (*Gibbula*): Abb. 4.

3. Freßspuren eines »taenioglossen« Prosobranchiers (*Viviparus*): Abb. 5.

4. Freßspuren eines Pulmonaten (*Helisoma*): Abb. 6.



Abb. 3. *Helcion pellucidus* (L.). Freßspur an einer bealigten Aquarienwand. Vergrößerung nach einem Natur-Selbstdruck (vgl. ANKEL, 1929). Vorliegende Vergrößerung 1,5fach



Abb. 4. *Gibbula cineraria* (L.). Freßspur an einer bealigten Aquarienwand. Unten links sieht man den Abdruck der Fußsohle des fressenden Tieres, sichtbar gemacht durch Anfärbung von Schleimfäden, die das Tier im Augenblick gewaltsamer Entfernung ausgestoßen hat (»Anklebereaktion«). Mikrophotographie. Vergrößerung 3fach.

Die so ausgewählten Vertreter der verschiedensten, zum Teil verwandtschaftlich einander recht fernstehenden Gruppen können zeigen, daß in allen Fällen die Freßspuren die gleichen allgemeinen Eigentümlichkeiten zeigen: Stets sind die Bißspuren zu Zickzack-Linien vereinigt, deren Teilstrecken aus den dicht nebeneinander liegenden Eingriffen der Radula sich zusammensetzen. Die Zahl der Bißspuren, die in einer Teilstrecke liegen, ist bei einer bestimmten Spur mit geringen Variationen dieselbe, die Teilstrecken der Zickzack-Figur sind entsprechend von ungefähr gleicher Länge (Abb. 14). Alle Teilstrecken sind ferner gebogen (Abb. 14) und erweisen sich annähernd als Kreisabschnitte, deren offene Seite dem fressenden Tier zugekehrt ist; wir können die Teilstrecken danach auch als »Bögen« bezeichnen.

Der Gesamtverlauf einer Freßspur auf dem Freßgrund ist bald gerade (Abb. 12, 13, 14), bald mehr oder minder kurvig (Abb. 3–8) und zieht an senkrechten Wänden in den verschiedensten Richtungen zur Schwerkraft (Abb. 8) oder zum Lichteinfall,



Abb. 5. *Viviparus viciparus* (L.). Freßspuren verschiedener Ausprägung an einer bealigten Aquarienwand. Uraufnahme: H. EIGENBRÖDT. Vergrößerung 2fach.



Abb. 6. *Helisoma (Taphius) nigricans* (Spix.), südamerikanische Planorbide<sup>3</sup>. Freßspur an einer bealigten Aquarienwand. Musterbeispiel für Pendelfraß. Vergrößerung 3fach.

<sup>3</sup> Die Bestimmung des in die Gießener Institutsaquarien eingeschleppten Tieres verdanke ich Herrn Dr. A. ZILCH, Senckenberg-Museum, Frankfurt a. M.

ohne daß diese Eigenheiten zunächst auf irgendwelche ordnenden Prinzipien schließen lassen können.

Bei den Patellen, die ihren festen Sitzplatz haben, zu dem sie nach Freß-Ausflügen stets wieder zurückkehren (»homing«), strahlen die Freßspuren vom Sitzplatz nach allen Seiten aus, wie ORTON (1913b) gezeigt hat, und geben dann sehr kennzeichnende Bilder (Abb. 9). Hier gestaltet also das Individuum seinen individuellen »Freßraum«. Leider ist nicht bekannt, wie es damit bei den Onchidien steht, die Wohngesellschaften bilden

und ein strenges Homing-Verhalten zu den von ihnen bewohnten Felslöchern zeigen (AREY & CROZIER 1918).

Es ist nicht schwer, an geeigneten Objekten die Entstehung solcher Freßspuren unmittelbar zu verfolgen. Wie nicht anders

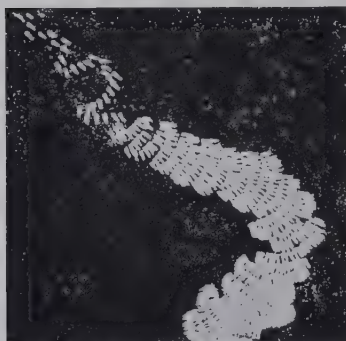


Abb. 7. *Ancylus fluviatilis* MÜLLER. Freßspur an einer bealigten Aquarienvand. Vergrößerung 4fach.



Abb. 8. *Helisoma nigricans* (Spix). Freßspur an einer bealigten Aquarienvand. Etwa natürliche Größe.

zu erwarten, erweist sich eine enge Koordination der Freßbewegung mit der Fortbewegung, ein Zusammenhang, der in der Natur der Weidebewegung überhaupt gelegen ist und bei anderen weidenden Tieren, z. B. bei den Wiederkäuern, ebenfalls beobachtet werden kann.



Abb. 9. *Patella vulgata* (L.). Weideflächen eines Tieres im Umkreis seines Dauer-Sitzortes. Nach ORTON (1913), verkleinert.

In den meisten Fällen erweist sich die Ortsbewegung des weidenden Tieres gegenüber der des marschierenden Tieres als deutlich verlangsamt. Das hat seinen Grund vor allem darin, daß Weidegänger nicht gleichmäßig, sondern in Intervallen kriechen: Ein einzelner »Bogen« der Freßspur entsteht dadurch, daß der



Freßapparat langsam auf kreisförmiger Bahn nach rechts oder links geschwenkt wird (Abb. 10), wobei die Radula während dieser Schwenkung in gleichmäßigen Abständen den Untergrund berührt. Biß wird so neben Biß gelegt und es entsteht ein Bogen, der aus einer bestimmten Zahl von Radula-Eingriffen zusammengesetzt ist.



Abb. 10. *Limnaea stagnalis* (L.), an einer Aquarienwand weidend. Bogenführung mit Hilfe seitlicher Biegungen des Fußes. Vergrößerung aus einem von W. KUHL und H. EIGENBRODT aufgenommenen Film. Vorliegende Vergrößerung etwa 2fach.



Abb. 11. *Gibbula cineraria* (L.), an einer Aquarienwand weidend. Bogenführung ohne Durchbiegung des Fußes, im wesentlichen durch Kopfbewegung. Auf dem hellen Hintergrund der Fußsohle erkennt man einige der bereits entstandenen Bißspuren. (Vgl. Abb. 4.) Vergrößerung nach einer Momentaufnahme. Vorliegende Vergrößerung 6fach.

Während der Bildung des Bogens verharret das Tier auf seinem Platz, um sich erst wieder nach vorwärts zu bewegen, wenn ein neuer Bogen angeschlossen werden soll: Die Schnecke hält jetzt einen Augenblick mit dem Freßen inne, kriecht um einen geringen Betrag nach vorne, um einen »Schritt« sozusagen, und legt nun in umgekehrter Richtung pendelnd einen neuen Bogen dicht vor den alten. So entsteht durch Pendelbewegungen des Freßapparates und durch zwischen die Pendelbewegungen eingeschaltete »Schritte« des Tieres die sehr charakteristische, bei allen weidenden Gastropoden ähnliche Weidebewegung, die ich als »Pendelfraß« bezeichnen möchte (Abb. 3—8, 14).

Die so ungemein charakteristischen Figuren des Pendelfraßes von Schnecken sind älteren Autoren nicht entgangen, wenn sie sich auch meist mit ihrer Schil-

derung begnügten. Eine ziemlich vollständige Zusammenstellung findet sich bei LONGSTAFF (1913), der, ebenso wie POULTON (1885) und TAYLOR (1910), Freß-Spuren von Land-Pulmonaten auf gekalkten Gewächshaus-Scheiben beobachten konnte; TAYLOR hat davon die erste Photographie gegeben. Ferner hat RATHAY (1898) den Fraß von *Tachea hortensis* auf der bealigten, glatten Rinde von Eschen beobachtet (Abbildung) und auch nachgewiesen, daß nicht das Periderm, sondern der zarte Überzug von *Pleurococcus vulgaris* MENEGB dabei abgeschabt wird. Eine nicht genannte Schnecke, deren Freß-Spuren WOODWARD (1906) beschreibt, hatte die geschwärzte Schicht eines photographischen Papiers befreßen und mit Hilfe der Radula bis auf den weißen Untergrund entfernt, so daß ein sehr kontrastreiches Spurenbild entstand. Die ersten Ansätze zur Beschäftigung mit der Frage der Entstehung der Freß-Spuren finden sich bei STERKI (1895) und ZIEGLER (1910). Als sich meine Aufmerksamkeit den Freß-Spuren zum ersten Male zuwandte, waren mir alle diese Mitteilungen noch unbekannt; die Hinweise der Paläontologen, in deren Literatur rezente Freß-Spuren als Fossilien gedeutet worden waren (Richtigstellung und Besprechung durch RICHTER 1924, 1925, 1938), hatten mich aufmerksam gemacht.

Eine Bearbeitung der aus der Erscheinung des Pendelfraßes abzuleitenden Fragen steht noch aus; ich muß mich hier mit einigen Hinweisen begnügen:

Zunächst interessiert die Korrelation zwischen der Bewegung des vom Pedal-Ganglion aus innervierten Fußes und des vom Buccal- und Cerebral-Ganglion aus innervierten Freßapparates. Die anatomischen Grundlagen dieser Korrelationen lassen Vermutungen zu, die im Durchtrennungsversuch zu prüfen wären.

Wichtiger ist, daß schon die Beobachtung des unbeeinflussten Tieres zeigen kann, daß es zentrale Regelungen dieser Korrelation gibt, die eine Änderung der Weidebewegung in ziemlich weiten Grenzen gestatten. Unter welchen Bedingungen ein weidender Gastropode seine Weidebewegungen ändert, ist allerdings in keinem Falle bisher untersucht; sicher wären diese Lenkungen im Versuch der Analyse zugänglich. Man nimmt nichts vorweg, wenn man für die jeweilige Form der Freßspur den augenblicklichen physiologischen Gesamtzustand des Weidetieres, seine »Stimmung« verantwortlich macht. Wichtige Faktoren beim Zustandekommen werden Sättigungszustand und Geschmack der Nahrung sein, außerdem ist der allgemeine Reizzustand des Tieres in Betracht zu ziehen.

Einige Bilder mögen Ihnen zeigen, in welchen Grenzen weidende Gastropoden ihre Freßbewegung zu steuern vermögen. Zweckmäßig nimmt man dabei einen Pendelfraß als Norm, bei dem sowohl die einzelnen Bisse in den Bögen als auch die Bögen selbst so dicht gestellt sind wie nur möglich (z. B. Abb. 4, unten

rechts). Eine Freßspur, die so entsteht, erweist die intensivste Ausnutzung des Weidegrundes, die überhaupt denkbar ist: es bleiben praktisch auf dem begangenen Rasen keine unbefressenen Stellen mehr stehen und vorausgesetzt, daß innerhalb der Bisse selbst ganze Arbeit gemacht wird, bleibt hinter dem weidenden Tier eine völlig abgeweidete Fläche zurück (Abb. 4).

Zwischen dieser extremsten Form des Pendelfraßes und einzelnen verstreuten Bissen, die ein kriechendes Tier wie versuchend oder spielerisch in seinem Marschweg hinterläßt (z. B. Abb. 5, Mitte links), gibt es alle Übergänge, und zwar mit gewissen artspezifischen Abweichungen bei jeder bisher untersuchten Form. Oft kann man die Veränderung der Freßspur im Laufe ein und desselben Marschweges nachweisen (vgl. z. B. die verschiedenen Ausprägungen auf Abb. 5!).

Die einfachste und verbreitetste Abweichung ist die, daß zwar die Bisse in enger Folge stehen bleiben, daß aber die Bögen größere Abstände erhalten. Dabei muß die zeitliche Korrelation zwischen Pendelbewegung des Freßapparates und den Schritten des Fußes noch nicht geändert sein, wohl aber ist der Winkel ein anderer (größerer), mit dem die einzelnen Bögen an den Wendepunkten aneinander angesetzt werden, so daß die ganze Spur dadurch einen mehr aufgelockerten Charakter bekommt (vgl. Abb. 5, ferner Abb. 6 unten und oben!).

Eine weitere Auflockerung entsteht durch die Vergrößerung der Bißabstände. Dabei kann zunächst die schon beschriebene Weise beibehalten werden, während der Ausführung des Bogens stillzusitzen und erst an den Wendepunkten einen Schritt zu machen. Meist geht aber mit einer Vergrößerung der Bißabstände auch die Einfügung von Schritten zwischen den Bissen einher, so daß die Bisse jetzt nicht mehr nebeneinander, sondern gestaffelt stehen (angedeutet in Abb. 5!). Auch die Zahl der Bisse in einem Pendelbogen kann herabgesetzt und in äußersten Fällen bis auf einen reduziert werden (Abb. 12), so daß im Verlauf der Freßspur nur noch eine ganz schwache Andeutung eines Zickzack-Verlaufes zu erkennen ist (Abb. 12, 13).

Ein besonderes Problem bietet die in Abb. 14 dargestellte Weidebewegung von *Helcion*: Erst nach jedem zweiten Bogen folgt ein größerer Abstand, der »Schritt« des Tieres erfolgt nicht auf beiden, sondern nur auf der einen Seite der Spur, hier auf der rechten!

Schließlich gibt es auch ein Weiden ohne Pendelbewegung. Ich habe es in sauberer Ausprägung bisher nur bei einer Art, bei *Physa acuta* (DRAP.) finden können; dort ist diese Form des Fressens weidender Gastropoden zu finden, die man im Gegensatz



Abb. 12.

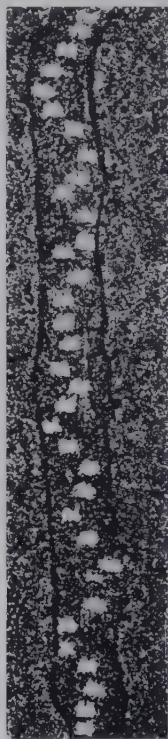


Abb. 13.



Abb. 14. *Helcion pellucidus* (L.). Ausschnitt aus einer Freißspur, die durch eine Aquariumskante »geführt« wurde. Größerer Abstand zwischen je 2 Bögen. Vergrößerung nach einem Natur-Selbstdruck. Vorliegende Vergrößerung 3fach.

Abb. 12. *Physastra (Isidora) proteus* (Sow.). Freißspur an einer bealigten Aquarienwand. Ausklingende Freißbewegung. Vergrößerung 2,3fach.

Abb. 13. *Hydrobia ulvae* (Pennant). Normale Freißspur. Rand der Schleimspur des Fußes gefärbt. Vergrößerung 12fach.

zum Pendelfraß als »Marschfraß« bezeichnen könnte: Die eigentümliche zweiteilige Spur der Schnecke, über deren Entstehung noch zu reden sein wird (vgl. S. 250), liegt in gleichmäßigen Abständen auf dem Wege, den das Tier zurückgelegt hat. Bemerkenswert ist, daß gerade bei *Physa acuta* ein und dasselbe Tier alle Übergänge zwischen Pendelfraß und Marschfraß vorweisen kann (Abb. 15).

Alle weidenden Schnecken hinterlassen auch dann, wenn sie im Augenblick nicht fressen, sondern nur marschieren, hin und wieder einmal einen einzelnen Radula-Eingriff. Geregelte Weidebewegungen stellen sich bemerkenswerterweise meist erst nach



einigen unregelmäßig und wie suchend oder prüfend gesetzten Bissen ein und pflegen auch oft in unregelmäßigen Bißspuren abzuklingen. Das Tier »pendelt« sich sozusagen »ein« (Abb. 7) oder auch »aus« (Abb. 12).

Abgesehen von den bisher angedeuteten Fragen, die bei einer Betrachtung der Weidebewegungen erkennbar werden, erscheint



Abb. 15. *Physa acuta* (Drap.). Freißspuren verschiedener Ausprägung auf einer bealigten Aquarienwand. Vorlage: Kontaktkopie eines Natur-Selbstdruckes auf Kontrastfilm. Natürliche GröÙe.

vor allem wichtig zu wissen, inwieweit Reize, die von Chemoreceptoren aufgenommen werden, bei der Regelung und Führung der Weidebewegungen eine Rolle spielen. Wir wissen darüber bis heute nichts, jedenfalls nichts exakt Faßbares. Daß bei den weidenden Tieren die prüfenden Organe in Fühlern und Schnauze und z. T. auch im Fuß gelegen sind, ist anzunehmen und zum Teil sind sie dort ja auch histologisch nachgewiesen. Was diese Chemo-receptoren leisten, welche Geschmacksqualitäten sie zu unterscheiden vermögen, bedarf der planmäßigen Untersuchung im Zusammenhang mit der der Freißbewegungen.

Nur auf eine Beobachtung sei an dieser Stelle noch hingewiesen, die im Hinblick auf die Wirksamkeit der Weide-tätigkeit eine Bedeutung bekommt: An vielen Freißspuren kann man sehen, daß das Tier schon vorhandenen eigenen Bissen ausweicht, sie also offenbar auf irgendeine Weise wahrnimmt und so die Gefahr vermeidet, auf bereits abgefressenem Grunde nutzlos

weiden zu müssen. Es ist wahrscheinlich, daß dieses sinnvolle Verhalten auf einer Wahrnehmung nicht der eigentlichen Freißpur, sondern vielmehr der Schleimspur beruht, die wohl jeder kriechende Gastropode hinterläßt und die man in vielen Fällen färberisch unmittelbar zur Darstellung bringen kann (Abb. 13). —

Neben der Weidebewegung interessiert bei weidenden Gastropoden vor allem der Biß selbst und die Mechanik seines Zustandekommens. Was ist darüber bekannt? Nach einer Prüfung der Literatur muß man auch hier wieder sagen: nichts, und muß bemüht sein, Wege zu finden, die zu einer Einsicht in den Mechanismus der Nahrungsaufnahme zunächst bei weidenden Gastropoden führen können.

Wir haben bei unseren Untersuchungen hier in Gießen unseren Ausgang genommen von der Untersuchung und der Analyse der Bißspuren<sup>4)</sup>, die bereits zu wertvollen Aufschlüssen führen können, wenn man die Untersuchung von Radula und Freißapparat und die Lebendbeobachtung ergänzend heranzieht. Freilich gelingt es nicht, auf diesem Wege den sehr raschen Ablauf eines ganzen Freißaktes vollkommen zu begreifen. Es bleiben Fragen, die zum größten Teil mit Hilfe der Zeitlupenaufnahme gelöst werden können. Die ersten Aufnahmen dieser Art sind von meiner Schülerin H. EIGENBRODT gemeinsam mit Herrn Dr. KÜHL<sup>5)</sup>, Frankfurt a. M. in dessen Filmlaboratorium gedreht worden und haben bereits wertvolle Aufschlüsse gegeben.

Im Rahmen dieses Referates ist es nicht möglich, auf alle die Einzelheiten einzugehen, die — bei jeder Art in anderer Abwandlung — im Aufbau des Freißapparates nachzuweisen sind, und die selbstverständlich bei der artspezifischen Leistung eine Rolle spielen. Zum Verständnis der verschiedenen Typen von Radula-Mechanismen, die wir werden unterscheiden können, genügt auch zunächst eine stark allgemein und schematisch gehaltene Vorstellung vom Aufbau und von der Funktion des Freißapparates bei weidenden Gastropoden; von den wichtigen Besonderheiten wird dann am gegebenen Ort noch die Rede sein.

---

<sup>4)</sup> Erst während der Niederschrift dieser Ausführungen stieß ich auf zwei Aufsätze von MATHILDE ZIEGLER (1910, Wochenschrift für Aquarien- u. Terrarienkunde), die als erste, wenn auch nur aus Liebhaberei und unter ästhetischen Gesichtspunkten, Biß-Spuren von Schnecken mikroskopisch untersucht und gute Mikrophotographien davon veröffentlicht hat.

<sup>5)</sup> Herrn und Frau Dr. W. KÜHL sei auch an dieser Stelle für ihr Entgegenkommen und ihre Mitarbeit gedankt.

Die allgemeinen anatomischen und mechanischen Grundlagen der Nahrungsaufnahme bei weidenden Gastropoden lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Die Radula-Zähne sind in allen Fällen auf einer elastischen und biegsamen Unterlage, der Basalmembran, angeordnet. Infolgedessen kann die Radula sowohl der Länge nach rinnenförmig zusammengefaltet, als auch der Quere nach durchgebogen werden.

2. Die Basalmembran (und damit auch die Radula) liegt mit ihrem vorderen Abschnitt einem elastischen Polster, dem Radulaknorpel oder der Radulastütze auf; die Bewegungen von Basalmembran und Radulastütze sind in ihrem Ineingreifen die Grundlage der Radulafunktion. Die Formen der mechanischen Zusammenarbeit der beiden Anteile des Apparates sind verschieden und können hier zunächst vernachlässigt werden (vgl. unten S. 276).

3. Der Radula-Apparat liegt im etwa röhrenförmigen Hohlraum des Pharynx, einem Hautmuskelschlauch mit epithelialer und cuticularer Auskleidung.

4. Der Radulaknorpel und die Radula stehen unten und zum Teil an den Seiten mit dem Hautmuskelschlauch durch Muskelbündel in Verbindung, die dem Radula-Apparat eine doppelte Bewegung innerhalb der Pharynx-Höhle erteilen können: eine kolbenstoßartige Bewegung nach vorne zur Mundöffnung hin und zurück und eine Drehbewegung nach vorne-unten und zurück um eine (gedachte) Achse, die etwa innerhalb der Radulaknorpel-Masse anzunehmen ist. Im Rhythmus des Freßtaktes sind beide Bewegungen zu einem einheitlichen Geschehen vereinigt, das sich Biß für Biß mit maschinenähnlicher Gleichartigkeit wiederholt.

Die Aufgabe, die einem derartig beschaffenen Apparat bei weidenden Gastropoden gestellt ist, erscheint als eine doppelte. Er muß Material dem Weidegrund entnehmen und er muß es von der Entnahmestelle an den Eingang des Oesophagus transportieren. Wir wollen die Lösungen der beiden, beim lebenden Organismus selbstverständlich eng verknüpften Aufgaben getrennt und nacheinander behandeln.

Die soeben gegebene, bereits stark schematisierte Beschreibung des Radulaapparates läßt sich in einem gedachten Modell noch stärker vereinfachen. Wir veranschaulichen die Basalmembran durch einen flachen Lederriemen, die Radulazähne durch hineingeschlagene, frei nach außen vorstehende Nägel, die um eine gedachte Achse schwenkbare Radulastütze durch eine um eine reale Achse drehbare Holzrolle (Abb. 16). Die Leder-

riemen-Radula liegt dem Holzrollen-Knorpel auf und folgt dessen Bewegungen, wenn wir jetzt die Rolle um ihre Achse bald nach vorne (Abb. 16A), bald wieder zurück (Abb. 16B) in rhythmischen Intervallen bewegen. Der der Rolle aufliegende Abschnitt der Lederriemen-Radula mitsamt seinen Zähnen wird bei solchen Bewegungen bald nach unten gesenkt (Abb. 16A), bald nach oben

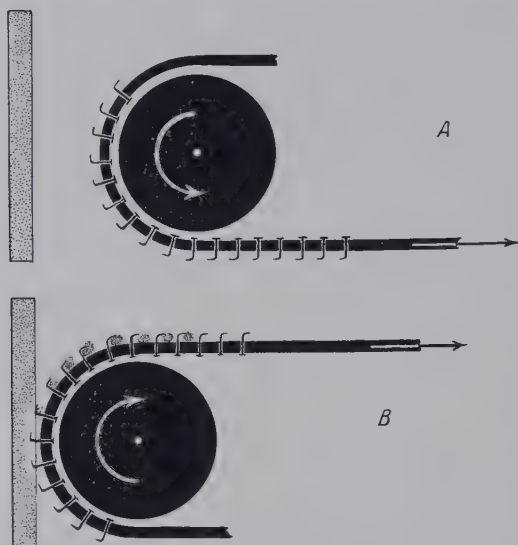


Abb. 16. Gedachtes Modell der Radulabewegung.  
A »Senkung«; B »Hebung« der Radula.  
Nach ANKEL (1936), verändert.

gehoben (Abb. 16B), und in der Tat sind auch am lebenden Tier Senkung und Hebung der Radula Teilabschnitte ihrer Bewegung, deren begriffliche Heraushebung für das Verständnis des ganzen Freßvorganges von Wichtigkeit ist. Für die Funktion des Apparates ist es dabei zunächst gleichgültig, ob die Rolle sich bewegt und der Riemen auf ihr festgenagelt ist oder ob die Rolle fest sitzt und der Rie-

men auf ihr hin- und hergleitet (vgl. unten S. 276).

Ein Modell in dieser Ausfertigung würde auch funktionieren: Wollte man es etwa vor der Hebung an eine gemörtelte Wand heranbringen und die Hebung dann durchführen — dann würden die in die Leder-Basalmembran eingeschlagenen Nägel in rillenförmigen, parallelen Bahnen den Mörtel der Wand zeichnen und, bei geeigneter Form, der Wand auch Mörtelmasse entnehmen und auf der Radula nach hinten abtransportieren (Abb. 16B).

Es gibt nun in der Tat einen funktionellen Typ der Radula, der diesem einfachen Modell weitgehend entspricht. Er findet sich bei den docoglossen Prosobranchiern. »Balkenzünger« hat TROSCHEL sie seinerzeit genannt (Abb. 17, 18). Charakteristisch sind für diesen Radulatyp die breiten Basalplatten, mit denen die Zähne auf der Basalmembran festgelegt sind (Abb. 17). Sie geben der ganzen Radula den Charakter einer Raupenschlepper-Kette,



die senkrecht zu ihrer Längserstreckung nur in bestimmten gleichmäßigen Abständen, nämlich zwischen den Kettengliedern, biegsam ist. Ganz ebenso wie eine Raupenschlepper-Kette kann auch die Radula der Docoglossen durch das Vorhandensein großer, starrer Platten auf ihrer Grundmembran niemals in scharfem Knick, sondern nur in weiter Kurve durchgebogen

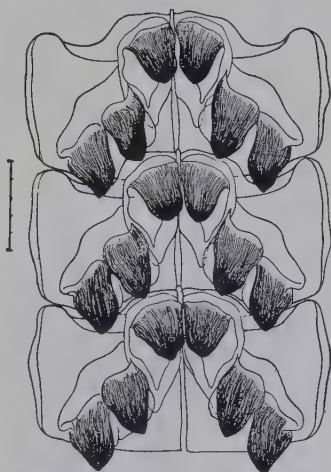


Abb. 17. *Acmaea virginea* (MÜLLER). 3 Glieder der Radula. Vergrößerung 260fach. Maßstab 50  $\mu$ . Nach ANKEL (1938).



Abb. 18a. *Patella vulgata* (L.). Dem frischen Tier entnommene Radula, von der Fläche gesehen; durchfallendes Licht. Leica-Mikro-Aufnahme. Vergrößerung 70fach.



Abb. 18b. Dieselbe Radula von der Seite gesehen; durchfallendes und auffallendes Licht. Dieselbe Vergrößerung wie in Abb. 18a.

werden. Die Stellung der Zähne auf ihren Grundplatten erfährt bei einer solchen Durchbiegung keinerlei Änderung, sie werden nur auf gerundeter Bahn näher an den Freßgrund herangebracht bzw. von ihm entfernt. Sie sind starr mit ihrem Transportband verbunden und bleiben in allen Lagen unbewegt starr darauf stehen. Ich möchte diesen funktionellen Typ daher als »Starrzahn-Radula« bezeichnen (Abb. 17, 18).



Abb. 19. *Helcion pellucidus* (L.).  
Ausschnitt aus einer Freßspur.  
Vergrößerung 26fach.

Der Biß und damit die Bißspur der Starrzahn-Radulaträger ergeben sich unmittelbar aus der Konstruktion dieses Werkzeuges. Die Radulazähne haben in dem Augenblick, in dem sie arbeiten, keine andere Stellung als vor- oder nachher (Abb. 18). Sie haben demgemäß auch stets den gleichen Abstand auf der Basalmembran. Sie werden infolgedessen in parallelen Bahnen über den Untergrund gezogen und hinterlassen dort als Wirkung parallele Streifen und Rillen (Abb. 19). Der Parallelverlauf der Zahnspuren ist daher für

die Starrzahn-Radulaträger kennzeichnend und es ist zu erwarten, daß er allen Docoglossen zukommt, von denen bisher nur *Helcion* (Abb. 19) und *Patella* untersucht werden konnten.

Ich bemerke noch dazu, daß unsere Kenntnisse von dem Freßvorgang der Docoglossen sich bis jetzt in erster Linie auf die Analyse der Freßspuren stützen. Analysen des gesamten Freßvorganges mit Hilfe von Beobachtung und Zeitlupenaufnahme sind in Vorbereitung.

Bereits an dieser Stelle kann auch darauf hingewiesen werden, daß die Verwendbarkeit der Starrzahn-Radula der Docoglossen sich in reiner Weidetätigkeit nicht erschöpft. Gerade ihre verhältnismäßig starre Konstruktion gestattet eine Wirkung auch nach der Tiefe freßbaren Gutes: *Helcion* z. B. ist imstande, mit Hilfe seiner Radula in die von ihm bewohnten Laminarien tiefe Löcher und Gruben hineinzufressen. Auch hier bleiben übrigens im Einzelbiß die Wege der Zähne als tiefe parallele Rillen wohl erkennbar. Nach allem, was wir davon bisher wissen, ist aber die Starrzahn-Radula zur Aufnahme losen Materials, also z. B. von organischem Detritus und von Schlamm, nicht imstande und setzt dadurch ihrem Träger ökologische Grenzen. —

Die Starrzahn-Radula steht in ausgesprochenem Gegensatz zu einem zweiten mechanischen Radulatypus, den wir als »Spreizzahnradula« der Starrzahn-Radula gegenüberstellen müssen.

Die Spreizzahnradula ist in erster Linie bei der großen Gruppe vertreten, die seinerzeit TROSCHEL nach den morphologischen Charakteren der Radula als »Bandzüngler«, als »Taenioglossen« bezeichnet hat. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß die Zähne während des Freißaktes Bewegungen mehr oder minder verwickelter Art ausführen. In keinem der uns bekannten Fälle handelt es sich dabei um aktive Bewegungen der Radulazähne, die etwa durch unmittelbar ansetzende Muskelfasern bedingt sein könnten. Stets sind vielmehr die Zahnbewegungen bei den Gastropoden mit Spreizzahn-Radula passiv, d. h. sie sind auf Faltungen und Knickungen und auf dadurch auftretende Spannungen in der Basalmembran zurückzuführen.

Die Funktion der Spreizzahn-Radula ist demnach von drei Voraussetzungen abhängig:

1. Von der Falt- und Knickbarkeit der Basalmembran.
2. Von Einrichtungen, die die Radula regelmäßig knicken und falten.
3. Von Einrichtungen, die die Radulazähne auf der Basalmembran beweglich machen und die die Zahnbewegungen richten.

Die erste und die dritte Voraussetzung ist gewährleistet durch die Art der Insertion der Radulazähne auf der Basalmembran. Sie ist dort so durchgeführt, daß zwischen den Insertionsbezirken benachbarter Zähne größere Bezirke freier Basalmembran liegen, daß also niemals breite Basalplatten (wie bei der Starrzahn-Radula) die Basalmembran versteifen. Im Gegenteil ist vielmehr die Insertionsstelle eines Zahnes meist schmaler im Querschnitt als der Zahn selbst. Zwischen Zahn und Basalmembran ist bei beweglichen Zähnen an der Insertionsstelle eine besonders biegsame Zwischensubstanz eingeschaltet. Die Begrenzung und Richtung der Zahnbewegungen geht auf besondere Formeigenschaften zurück (vgl. ANKEL 1936).

Die Grundlagen der 2. Voraussetzung, der regelmäßigen Faltung und Knickung der Radula während des Freißvorganges, bilden die Radulaknorpel, ihre Form und Formbarkeit, sowie die mit dem Radulaapparat verbundene Muskulatur.

Eine beispielhafte Schilderung der Funktion der Spreizzahn-Radula kann von *Littorina* gegeben werden. Ich habe über die

Untersuchung an dieser Art bereits früher ausführlich berichtet (ANKEL 1936, 1937), kann daher auf meine Darlegungen verweisen und mich hier kurz fassen. Auf folgende Punkte kommt es an:

1. Genau wie bei der Starrzahn-Radula wird die bandförmige Basalmembran mit den darauf sitzenden Zähnen rhythmisch gehoben und gesenkt.

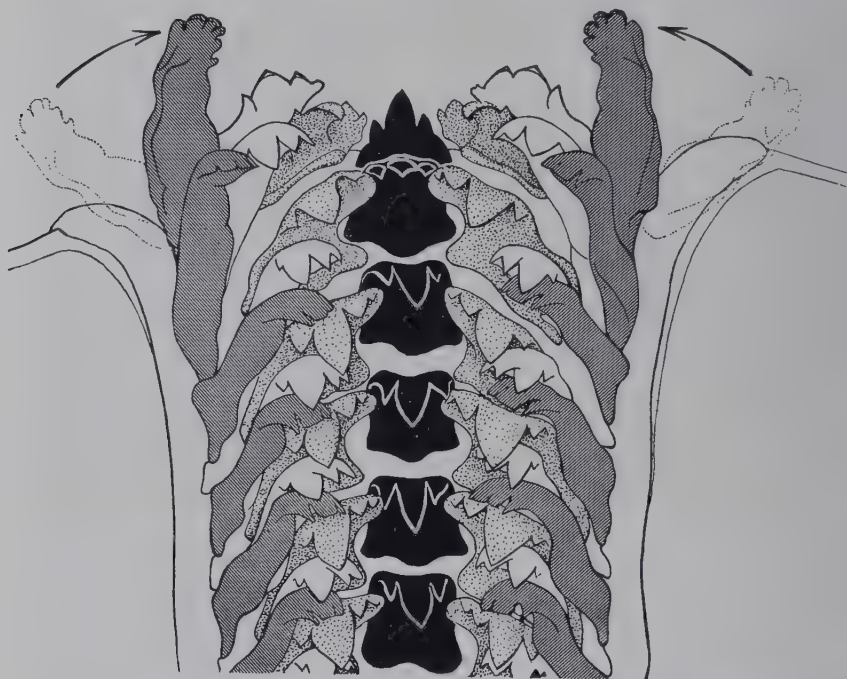


Abb. 20. *Littorina littorea* (L.). Stellung der Radulazähne oberhalb der Knickkante. Mittelzahn schwarz; Zwischenzahn gepunktet; innerer Randzahn weiß; äußerer Randzahn schraffiert. Die Stellung des äußeren Randzahnes nach dem Aufsetzen auf den Fraßgrund zart punktiert. Die Pfeile geben die Arbeitsrichtung der äußeren Randzähne an. Vergrößerung 130fach. Nach ANKEL (1937), verändert.

2. Der Verlaufsweg ist aber hier kein Bogen, sondern führt über eine Kante des Radulaknorpels, die ich als Knickkante bezeichnet habe.

3. Die Ausflachung der Radula an der Knickkante führt innerhalb der Basalmembran und an den Insertionsstellen zu mechanischen Bedingungen, unter denen die Randzähne weit nach außen gespreizt werden. Diese Bedingungen stellen sich bei Annäherung einer Zahnreihe an die Knickkante schrittweise her und gehen hinter der Knickkante wieder schrittweise zurück. Die Randzähne machen also Spreizbewegungen, die mit Annäherung



an die Knickkante beginnen, dort maximal sind und dann erneut hinter der Knickkante zur Ruhelage zurückführen (Abb. 20; vgl. ferner die Abbildungen in ANKEL 1937).

4. Das weidende Tier setzt nur die Zähne an und unmittelbar hinter der Knickkante auf dem Fraßgrund ein. Infolge der



Abb. 21. *Littorina littorea* (L.). Einzelner Biß aus der Fraßspur. Auf dem Abzug der Uraufnahme wurde mit Hilfe von Tuschepunkttierung und unter Auswertung zahlreicher Beobachtungen die Fraßspur noch etwas klarer herausgearbeitet. Vergrößerung etwa 50fach.



Abb. 22. *Viviparus viviparus* (L.). Einzelner Biß aus der Fraßspur. Unterlage: Unveränderter Abzug der Uraufnahme, lediglich links unten etwas ausgefleckt. Die Spuren der Zwischen- und inneren Randzähne sind nicht zu unterscheiden; die der äußeren Randzähne (oben links) deutlich bogenförmig. Vergrößerung etwa 40fach. Uraufnahme: H. EIGENBRODT.

Spreizung bestreichen die freien Schneiden einen Bezirk des Fraßgrundes, der, im Gegensatz zu den Docoglossen, breiter ist als die Radula.

5. Die Resultanten der Zahnbewegungen und der Bewegungen des ganzen Freßapparates führen zu Bahnen der Zähne über dem Fraßgrund, die der Bißspur der Spreizzahnradula ein ganz unverkennbares Gepräge geben. Außer *Littorina* (Abb. 21) kann ich hier im Bilde nur *Viviparus* (Abb. 22) zeigen, aber aus noch unveröffentlichten oder gelegentlichen Untersuchungen mitteilen, daß z. B. auch *Lacuna*- und *Melanopsis*-Arten (SUNDERBRINK 1929) entsprechende Bißspuren zeigen, bei denen stets die kurvenförmigen Spuren der Randzähne auf die geraden Spuren der Mittelzähne zuführen.

Vergleicht man die Spuren einer Starrzahn-Radula mit denen einer Spreizzahn-Radula, also etwa die von *Helcion* und von *Littorina*, so leuchtet ohne weiteres ein, daß der günstigere Effekt bei der Weidetätigkeit von der Starrzahnradula erzielt wird: Die Reinigung des Untergrundes vom Bewuchs ist sehr viel gründlicher, die Spreizbewegungen der Randzähne bei der Spreizzahnradula vergrößern zwar den seitlichen Wirkungsbereich erheblich, aber die dünnen Furchen, die sie dabei in den Weidegrund ziehen, lassen diese Einführung jedenfalls für das weidende Tier als mindestens belanglos ansehen. Sinnvoller würde uns die Einführung von nach außen sich spreizenden Zähnen erscheinen, wollten sie größere Mengen von beweglichem Freßgut aus der Umgebung erfassen und dem fressenden Tier zuführen können. Tatsächlich ist diese Verwendung schon bei *Littorina* dann gegeben, wenn das Tier nicht auf bewachsenen harten Flächen weidet, wie etwa in Helgoland, sondern im Schlick des Wattenmeeres frißt. Das kann *Helcion* nicht und es zeigt sich somit, daß die Starrzahnradula für die Weidetätigkeit einseitig spezialisiert, die Spreizzahnradula hingegen zu vielfältigeren Verrichtungen befähigt ist und damit ihren Träger befähigt. Wir werden im weiteren Verlaufe unserer Erörterungen dann noch sehen, daß bei mehreren Ernährungstypen der Gastropoden die Spreizzahnradula mit ihren Handlangerdienste tuenden Randzähnen als geeignetes Werkzeug Verwendung gefunden hat (vgl. S. 260 u. 275), selbstverständlich mit jeweils der besonderen Aufgabe entsprechenden Abwandlungen. —

Anschließend an die Taenioglossen kann die große Gruppe, die TROSCHEL nach der Radulaform als »Fächerzüngler« oder Rhipidoglossen bezeichnet hat, betrachtet werden. Bekanntlich handelt es sich hier um die vergleichend-anatomisch und entwicklungsgeschichtlich ursprünglichsten Formen unter den Prosobranchiern. Über ihren Freßmechanismus liegen bisher nur folgende Feststellungen vor:

Die Radula der Rhipidoglossen zeigt in ihrem Zahnbesatz zwei funktionell verschiedene Elemente (Abb. 23). Der Mittelzahn und die zu seinen Seiten stehenden Zwischenzähne erinnern in Form und Insertion an die entsprechenden Elemente bei den Taenioglossen. Die Randzähne hingegen sind durch ihre Gleichmäßigkeit, durch ihre hohe Zahl und durch ihre fächerartige Anordnung völlig eigenartig. Bedeutungsvoll ist, daß sie am lebenden Tier nicht tiefer, wie es die üblichen Zeichnungen leicht annehmen lassen könnten, sondern höher liegen, als die Zwischen- und Mittelzähne. Die Randzähne bilden rechts und links vom mittleren Radulastreifen einen förmlichen Wall (Abb. 23) und die Ränder dieses Walles vermögen sich von den Seiten her bis zur Berührung und zum Schluß der entstandenen Rinne zu nähern. Es kann aus der Bißspur abgelesen werden (Abb. 24), daß diese Bewegung der Randzähne aufeinander zu die letzte Phase im Verlauf des Bisses darstellt. Die Freßspuren von *Gibbula cineraria* z. B. zeigen

nämlich die unverkennbare Wirkung bürstenartig fegender Gebilde, die im Bogen — genau wie die Randzähne bei *Littorina* — gegen die Mitte zu geführt werden, sich dort treffen, ja vielleicht sogar etwas aneinander vorbeigehen. Der Feinheit der Spur nach zu urteilen, können das nur die Fächer der Randzähne sein, die wie Bürsten den — vielleicht von den Zwischenzähnen schon vorbereiteten — Freßgrund bearbeiten, mit dem Ergebnis einer

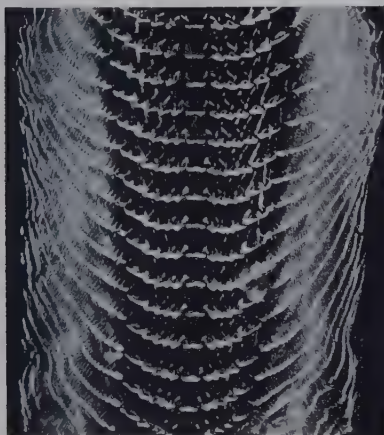


Fig. 23.



Fig. 24.

Abb. 23. *Gibbula cineraria* (L.). Radula in Glyceringelatine. Aufnahme im Dunkelfeld. Die Arbeitsrichtung verläuft im Bild von unten nach oben. Die zahlreichen Grenzflächen im Gebiet der fächerförmig angeordneten Randzähne (= »Randbürsten«) lassen dieses Gebiet weißlich aufleuchten, während von den Mittel- und Zwischenzähnen nur die Schneiden das Licht abbeugen, alles Übrige aber dunkel bleibt. Vergrößerung etwa 50fach.

Abb. 24. *Gibbula cineraria* (L.). Spuren der Randzähne (= »Randbürsten«) in einer Bißspur (Ausschnitt). Eingriffe der Mittel- und Zwischenzähne sind nicht zu sehen. Vergrößerung etwa 60fach.

Säuberung, die so gründlich ist, wie bei keinem der bisher bekannten Weidegänger (vgl. Abb. 4 und 24).

Es ist so gut wie sicher, daß auch in diesem Falle Faltungen oder Knickungen in der Basalmembran für die Bewegungen der Randzahnfächer verantwortlich zu machen sind. Die Randbürsten aus den Randzähnen spielen aber bei dem Zustandekommen des Bisses eine so wichtige Rolle, daß es angebracht erscheint, von einer »Randbürsten-Radula« zu sprechen. —

Der 4. funktionelle Typus einer Radula bei Weidegängern findet sich bei den Pulmonaten, er ist uns von unseren Süßwasseraquarien her, wenn auch nur oberflächlich, vertraut. Dieser Typus ist der einzige, dessen Freßtätigkeit schon früher einmal

unter physiologischen Gesichtspunkten näher geprüft worden ist (HEIDERMANNS 1924, vgl. unten S. 251).

Die mechanischen Grundlagen der Radulatätigkeit der Pulmonaten sind von den 3 der bisher bei Prosobranchiern beschriebenen Typen in mehreren Punkten verschieden.

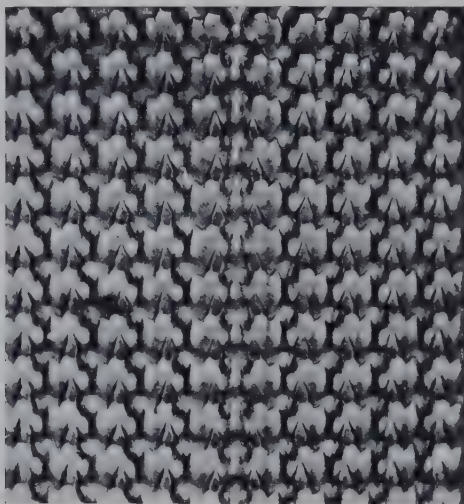


Abb. 25. *Limnaea stagnalis* (L.). Ausschnitt aus einer Flächenaufnahme der Radula, um die Gleichmäßigkeit der Bezahnung zu zeigen. Vergrößerung 180fach.

Die Radula ist bei den Pulmonaten nicht bandförmig und lang, sondern blattförmig und breit. Die Zahl der Zähne in einer Reihe ist sehr hoch, sie sind klein und, von geringen Differenzierungen abgesehen, die vor allem Unterschiede zwischen Mittel- und Seitenzähnen betreffen, ungefähr gleichartig gestaltet (Abb. 25). Sie sind ferner in den meisten Fällen der Basalmembran fest aufgesetzt und jedenfalls nicht zu Schwenkungen oder Bewegungen befähigt, die mit denen der Taenioglossen-Radula verglichen werden können. Dabei sind aber die einzelnen Zähne relativ zur bestanden Fläche so klein, daß die Biegsamkeit der Basalmembran in keiner Weise beeinträchtigt wird. Die Pulmonaten-Radula ist also in jeder Richtung ihrer Erstreckung biegsam und wird auch in der Tat beim Freßakt in ganz bestimmter Weise durchgebogen. Ganz allgemein ist sie ein biegsames Blatt mit schabender Wirkung, ich möchte daher die Bezeichnung »Schabeblatt-Radula« für sie vorschlagen.



Wie wird nun das Schabeblatt bewegt? Die wenigen Formen, die wir bis jetzt daraufhin haben untersuchen können, haben uns bereits eine erstaunliche Vielfalt der Möglichkeiten aufgewiesen und zugleich Schwierigkeiten bei der Analyse entgegengestellt, wie wir sie nicht von vornherein erwartet hatten. Neben der unmittelbaren Beobachtung, die häufig an der Schnelligkeit der Bewegung scheitert und neben der Freßspurenanalyse, die nur aus dem Endergebnis auf die Entstehung zurückschließen läßt, haben wir daher die Zeitlupenaufnahme als Hilfsmittel einsetzen müssen.



Abb. 26. *Acroloxus lacustris* L. 2 aufeinanderfolgende Zustände (*a* und *b*) aus der Freßbewegung. Man sieht die Löffelform der Radula und die Aufwärtsbewegung der Knickkante (vgl. *a* und *b*). Filmaufnahme: KÜHL-EIGENBRODT. Vergrößerung etwa 200fach.

Ich fasse im folgenden zusammen, was wir bisher über die Freßtätigkeit der Süßwasser-Pulmonaten haben klarlegen können.

Untersucht wurden folgende Formen: *Ancylus fluviatilis*, *Acroloxus lacustris*, *Limnaea stagnalis*, eine aus Australien eingeschleppte, links gewundene Planorbide mit getürmter Schale, *Physastra proteus*, die in unseren Aquarien häufig ist und schließlich *Physa acuta*.

Bei allen untersuchten Formen wird die Gestalt der funktionsbereiten Radula durch die Radulaknorpel bestimmt, die die Unterlage bilden. Im einfachsten Falle, bei *Ancylus*, *Acroloxus* und bei *Limnaea*, ist eine flächenförmige Ausbreitung vorn und eine rinnenförmige Einfaltung oben kennzeichnend (Abb. 26, 1). Dort, wo die flächenförmige Ausbreitung in die rinnenförmige Einfaltung übergeht, entsteht naturgemäß eine Knickkante, nicht anders als bei der Taenioglossen-Radula. Hier stehen die arbeitenden

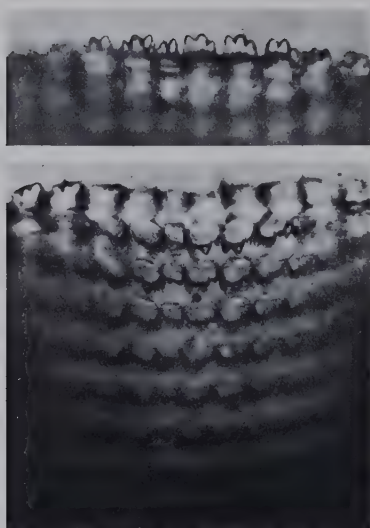


Abb. 27. *Physastra proteus* (Sow.). Radula an der Knickkante in zwei Einstellebenen. Unten sieht man auf die in der Mitte etwas vertiefte Vorderfläche, oben die an der Knickkante freigestellten Zähne. Vergrößerung 300fach.

nen besetzte Löffelkante von unten nach oben über den Freßgrund gezogen wird (Abbildung 26, 1). Die Spuren, die dabei die eingesetzten Zähne hinterlassen, bestehen, wie das zu erwarten ist, in Riefen, die genau parallel verlaufen, nicht anders als das bei der Starrzahn-Radula der Docoglossen der Fall ist. Ein einfacher Vergleich einer Radulaaufnahme mit der Aufnahme eines Spurenbildes bei gleicher Vergrößerung kann die naheliegende Vermutung beweisen, daß hier jeder einzelne Zahn der Radula seinen Weg in den Freßgrund einzeichnet (Abb. 28). Die Zahl der eingesetzten

Zähne; sie machen allerdings keine Bewegungen, wie die Spreizzähne der Taenioglossen, aber sie werden freigestellt und maximal nach außen vorgeschoben (Abb. 27, oben), genau wie die Mittelzähne der Taenioglossen-Radula an der Knickkante. Die arbeitende Kante und die nach hinten anschließende, eingebogene Fläche der Radula haben zusammen die Form eines Löffels oder jedenfalls seines Vorderrandes und ich möchte diesen Typ weiden-der Pulmonaten danach als »Löffel-Schaber« bezeichnen (Abb. 1).

Die Freßbewegung der Löffelschaber besteht darin, daß die mit frei vorstehenden Zäh-

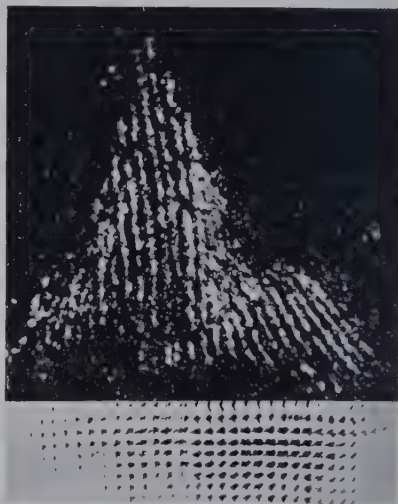


Abb. 28. *Limnaea stagnalis* (L.). Bißspur (oben) verglichen mit dem Zähnchenmuster der Radula (unten), beides bei gleicher (40facher) Vergrößerung. Das untere Bild ist ein Ausschnitt aus dem Negativ einer Dunkelfeldaufnahme der freipräparierten Radula.

Zähne nimmt dabei nach oben hin, zeitlich also gegen Ende des Bisses, immer mehr ab, so daß die ganze Figur des Bisses die Gestalt eines schlanken Kegels bekommt (Abb. 28). Offenbar hängt diese Erscheinung mit einer tieferen Einsenkung der Löffelrinne gegen Ende des Bißverlaufes zusammen (vgl. auch Abb. 1!).

Bereits die Freißspur von *Limnaea* (Abb. 2, 28) zeigt nun Besonderheiten, die mit dem bisher Gesagten noch keine Erklärung gefunden haben. Am Fuße des geschilderten Kegels sieht man symmetrisch rechts und links noch Zahnspuren, die im Winkel zu den Spuren der Mittelzähne laufen und gelegentlich in sie auch etwas hineinreichen. Sehr viel ausgeprägter zeigt die Planorbide *Physastra* (Abb. 29) diese Seitenteile der Spur, die in ähnlicher Form auch bei anderen Planorbiden nachgewiesen werden können.

Die Seitenteile der Spur sind die Wirkung der seitlichen Radulaabschnitte, die backenartig aufeinander zugeführt werden. Nach den Untersuchungen von H. EIGENBRODT entstehen die Seitenteile vor dem Mittelteil der Spur. Infolge des abweichenden Baues der Seitenzähne und der anderen Art und Weise, mit der sie über den Untergrund geführt werden, ist auch die Spur der Zähne in den Seitenteilen von anderer Art; da bei normaler Weidemanier die Bisse so dicht stehen, daß die Seitenteile zweier nebeneinander liegender Bisse sich überdecken, entsteht hier eine sehr gründliche Reinigung des Untergrundes, auf dem die einander überkreuzenden Spuren deutlich nachzuweisen sind.

Es ist von besonderem Interesse, daß es Pulmonaten gibt, deren Schabeblatt überhaupt nicht von unten nach oben, und nicht als Löffelrinne, sondern nur senkrecht zur Fortbewegungsrichtung auf zwei hervorgewölbten Backen bewegt wird, die sich beim Freßakt, von den Seiten kommend, aufeinander zu bewegen.



Abb. 29. *Physastra proteus* (Sow.). Bißspur auf einer bealigten Aquarienwand. Durch Auspunkten mit der Tuschefeder auf dem Urabzug der Mikrophotographie wurden die kennzeichnenden Linienzüge etwas deutlicher herausgearbeitet. Das »Interferenz«-Gebiet zwischen der Radulawirkung nach oben und dem schrägseitlich eingreifenden Wirkungsfeld der »Backen« ist auf der rechten Seite besonders deutlich zu sehen.  
Vergrößerung 42fach,

Hier fällt also die Entstehung eines Mittelteils der Spur ganz aus, die Seitenteile stehen allein und sind stärker betont (Abb. 31). Auf diese merkwürdige Art frißt *Physa acuta* (DRAP.) wenn sie weidet. Die feineren mechanischen Grundlagen des Freßvorganges sind noch zu analysieren. Sicher ist, daß er sich von dem „Löffelbiß“ deutlich unterscheidet und daß man bei *Physa* von einem »Backenbiß« reden müßte. Die Anordnung der Radulazähne auf der Basalmembran ist besonders eigenartig: Sie stehen hier in



Abb. 30. *Physa acuta* (Drap.). Ausschnitt aus dem Mittelteil der Radula. Uraufnahme: H. EIGENBRODT. Vergrößerung 360fach.

Kurven, die sich alle in der Medianlinie treffen (Abb. 30). Merkwürdigerweise führt die Bewegung dieser in Kurven angeordneten Radulazähne beim Backenbiß nicht zur Überschneidung von Zahnspuren, sondern zu nebeneinander verlaufenden Linien, wie H. EIGENBRODT hat nachweisen können, indem sie *Physa acuta* auf Agarplatten fressen ließ (Abb. 31).

Am Schlusse der Besprechung der weidenden Pulmonaten bedarf es noch des Hinweises auf die Untersuchungen von HEIDERMANN (1924). Der Autor hat bei einer Reihe von Süßwasser-Pulmonaten die Radulazähne in ihrer Reihenanzordnung als Schattenriß dargestellt (Abb. 32, 33) und aus diesem eindrucksvollen Bild des Instrumentes Schlüsse auf seine Wirkungsweise gezogen. Soweit eine Weidetätigkeit auf hartem Untergrund in Frage kommt, können wir jetzt die Wirkungsweise der Radulazähne unmittelbar



nachprüfen. Es zeigt sich, wie leicht funktionelle Deutungen der Form irrig sein können, wenn die unmittelbare Kenntnis der Leistung fehlt.

Dafür nur ein Beispiel: *Limnaea stagnalis* hat auf ihrer Radula jederseits der Medianreihe 16 Reihen dolchartig zugespitzter Zähne (Abb. 32b), die rechts und links davon anschließenden Lateralzähne sind von deutlich anderer, vielzackiger Form (Abb. 32a). HEIDERMANNS nimmt an, daß die Dolchzähne dazu dienen »sich mit ihren Spitzen in die Pflanzenzellen einzubohren und den Kiefern beim Abreißen von Pflanzenstücken behilflich zu sein«. »Zum Abschaben eines Algenbelages kommen diese Zähne nicht in Betracht, da sie Gegenständen von 30  $\mu$  Durchmesser freien Durchtritt gestatten. Hierfür sind ... die Zähne der seitlichen Reihen geeigneter ...« (HEIDERMANNS 1924).

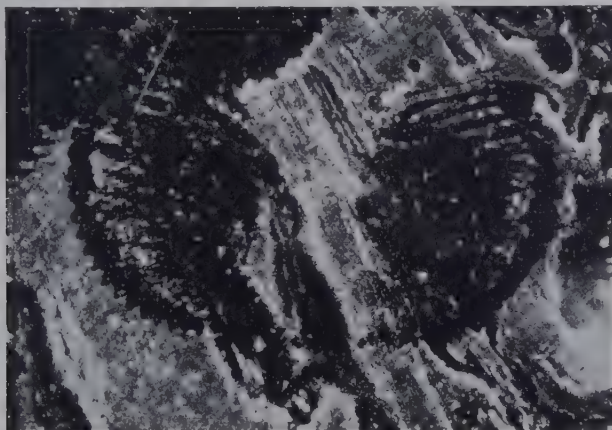
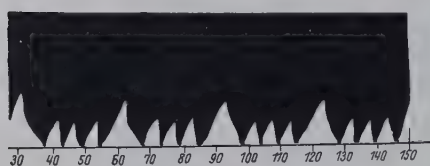


Abb. 31. *Physa acuta* (Drap.). Bißspur auf Agarplatte nach Anfärbung mit Methylenblau. Utopakaufnahme H. EIGENBRODT. Vergrößerung 60fach.

Nach der Biß-Spur ist gerade das Gegenteil der Fall. Aus der Zahl der Zahneingriffe kann leicht abgelesen werden (vgl. Abb. 28), daß beim Weiden nur die Medianzähne eingesetzt werden, während die abweichend geformten Lateralzähne überhaupt nicht in Tätigkeit treten; über ihre funktionelle Bedeutung kann erst etwas ausgesagt werden, wenn sie durch Beobachtung erkannt ist. Vielleicht spielen sie bei Aufnahme von Pflanzengewebe eine Rolle.

Nach der Vorstellung HEIDERMANNS' ist die Radula der von ihm untersuchten Süßwasser-Pulmonaten ein »Algensieb«, dessen Wirkungsweise durch die Weite der zwischen den Zähnen verbleibenden Lücken bestimmt wird. Hierzu ist nach unseren Beobachtungen noch zu bemerken, daß es sich bei dem Freßgut der Weidegänger nur selten um einzelne Elemente, meist vielmehr um einen zusammengebackenen Algenfilm handelt, in den hinein die wirkenden Zähne ihre Furchen ziehen. Da die Zähne mit Druck aufgesetzt werden, sind nicht ihre äußersten Spitzen allein wirksam und es verringert sich daher noch die Breite der »unbeackerten« Zwischenräume über den einfachen Abstand der Zahnspitzen hinaus.

Bei Formen, die eine ausgesprochene Teilung der Biß-Spur in Mittelteil und Seitenteile aufweisen, wie z. B. bei den Planorbiden (Abb. 29), ist allerdings ein gewisser Unterschied in der Leistung der Median- und der Lateralzähne nachzuweisen. Im Gegensatz etwa zu *Limnaea* werden bei *Physastra* die Lateralzähne beim Weiden eingesetzt und bilden die backenartigen Seitenteile der Spur (Abb. 29). Nach unseren Untersuchungen ist der Freßgrund im Bereich der Lateralzähne stets etwas gründlicher gereinigt als im Mittelteil, der allein auf die Medianzähne zurück geht. Allerdings spielen hierbei vermutlich nicht nur die Formen (vgl. Abb. 33a und b), sondern auch die verschiedenen Arbeitsrichtungen der Zähne eine Rolle.

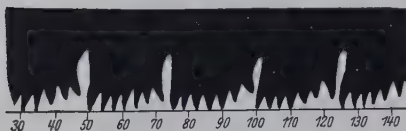


32a.



32b.

Abb. 32. *Limnaea stagnalis* (L.). Radula. Schattenbild einer Zähnenreihe (Ausschnitt). a Lateralzähne; b Medianzähne. Nach HEIDERMANNS (1924). Vergrößerung etwa 500fach.



33a.



33b.

Abb. 33. *Planorbis corneus* L. Radula. Schattenbild einer Zähnenreihe (Ausschnitt). a Lateralzähne; b Medianzähne. Nach HEIDERMANNS (1924). Vergrößerung etwa 500fach.

Arbeitsrichtung der Zähne, Korngröße und Zähigkeit des Freßgutes lassen u. U. Formverschiedenheiten der Zähne funktionell bedeutungslos werden, die auf dem Schattenriß (z. B. Abb. 32, 33) noch auffallend genug sind. Es wird sich nur von Fall zu Fall entscheiden lassen, inwiefern Formeigentümlichkeiten wirklich funktionell bedeutungsvoll sind, oder inwieweit sie nicht mehr darstellen als die Äußerungen artspezifischer Formungstendenzen, die die Ebene der Entscheidung »zweckmäßig—unzweckmäßig« überhaupt nicht erreichen.

Etwas anders liegen die Dinge, wenn die Tiere, statt zu weiden, »Schlammfresser« sind. Reine Schlammfresser sind bisher unter den Gastropoden nicht bekannt geworden, die Vermutung, daß *Aporrhais* und *Turritella* hierhin zu rechnen seien (vgl. ANKEL

1936) hat sich nicht voll bestätigt (YONGE 1937, s. unten S. 262). Aber einzelne Arten von Weidegängern, wie z. B. *Ancylus fluvialis*, nehmen nach den Beobachtungen von HEIDERMANNS neben ihrer Weidetätigkeit in erheblichem Umfange Schlamm auf. Über die Mechanik der Schlammaufnahme sind wir vorläufig noch nicht unterrichtet, und es erscheint daher auch als verfrüht, die Radula von *Ancylus fluvialis* nur nach der Form der Zähne als »Schaufelradula« (HEIDERMANNS) zu bezeichnen.

Sicher gibt es auch Ausbildungen der Spreizzahn-Radula, mit denen Schlamm aufgenommen werden kann, man denke nur an die Littorinen des Wattenmeers.

Neben der Aufnahme von Schlamm ist vor allem auch die von kleinen Steinchen bemerkenswert; für manche Weidegänger unter den Pulmonaten scheint sie physiologisch zu sein und steht nach den Feststellungen von HEIDERMANNS in engem Zusammenhang mit Bau und Funktion des Muskelmagens dieser Formen.

Bereits bei der Besprechung der Starrzahn-Radula der Doco-glossen konnten wir die Bemerkung machen, daß das auf der Fläche gut wirksame Schabwerkzeug unter Umständen auch Wirkungen in die Tiefe zu leisten vermag, wenn es auf einem Substrat von geeigneter Konsistenz angesetzt wird (vgl. S. 240). Es leuchtet ein, daß Kräfte, die dem harten Fels harten Aufwuchs entreißen, auf weicheeren Flächen größere Mengen von Material zu entfernen vermögen. So gibt es Übergänge aller Art von reiner Weidetätigkeit auf Flächen bis zur Aufnahme pflanzlicher und unter Umständen auch tierischer Gewebe aus dickeren Schichten.

Allerdings werden dazu die Spreizzahn-Radulae mit ihrem empfindlichen Mechanismus nur unter bestimmten Umständen brauchbar sein, z. B. dann, wenn die ausgeschwenkten Zähne auf verhältnismäßig kurzen Hebeln sitzen.

Immerhin weiß ich aus Beobachtungen, daß die *Lacuna*-Arten der Nordsee, die erfolgreiche Weidegänger sind, auch das Gewebe der Laminarien zu fressen vermögen und dabei so weit in die Tiefe gehen, daß ihre Freßspuren an dicken Thallusflächen, gegen das Licht gehalten, hell durchschimmern.

Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß ein spezialisierter Diatomeenfresser wie *Caecum*, wie meine Schülerin E. GÖTZE zeigen konnte, besonders langhebelige Randzähne entwickelt hat, die zweifellos nur auf ebenen Flächen gebraucht werden können, dafür aber auch dort einen weitgespannten Bereich bestreichen — für das winzige Tier vermutlich eine wichtige Anpassung (Abb. 34).

Vortrefflich imstande, Pflanzengewebe aufzunehmen, sind bekanntlich die Pulmonaten, von denen wohl die meisten mit ihrer Schabeblatt-Radula außer einer Flächen- auch eine Tiefenwirkung zu entfalten vermögen. Hier finden sich die eigentlichen »Pflanzenfresser«, die Gewebe von Pilzen, von Blatt, Stengel oder Früchten höherer Pflanzen aufnehmen. Die Freßmanieren und die mechanischen Bedingungen sind dabei ähnlich wie beim Weiden, nur die Wirkungen ändern sich je nach dem Substrat. Ich kann das hier z. B. für *Helix* zeigen, auf deren Freßspuren merkwürdigerweise

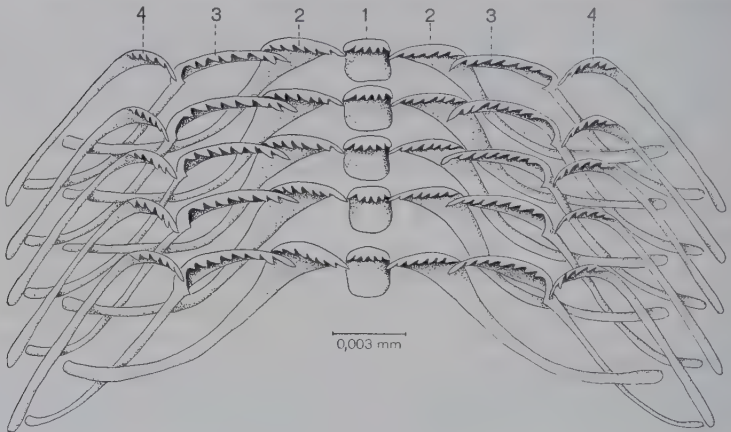


Abb. 34. *Caecum glabrum* (Montagu). Radula. 5 Reihen. Nach GÖTZE (1938). Vergrößerung 3300fach.

noch niemand geachtet zu haben scheint: am Rande einer befressenen Mohrrübe sieht man in bogenförmigem Verlauf ganz genau so Biß neben Biß liegen, wie bei irgendeiner Freßspur auf einer bealigten Baumrinde oder dgl. (Abb. 35). Jeder von Schnecken befressene Pilz zeigt ähnliche Figuren. Die Bezeichnung »Löffelbiß« ist hier also funktionell noch zutreffender als beim Weiden auf Flächen. —

Alle bisher mitgeteilten Beobachtungen und Überlegungen beziehen sich allein auf die Aufnahme der Nahrung mit Hilfe der Radula bei Weidegängern, Schlammfressern und bei Pflanzenfressern, die den Weidegängern nahestehen. Ich muß hier darauf verzichten, die Bedeutung der übrigen Mundteile auseinanderzusetzen, die in allen Fällen mit der Radula auf das innigste und selbstverständlich in artspezifisch stets genau abgestimmter Weise zusammenarbeiten. In der Literatur gibt es über Funktion dieser Mundteile eine Reihe von verstreuten, meist aber nicht auf



Beobachtung beruhenden Angaben. Die oder der Kiefer spielen bei Weidegängern keine oder nur eine geringfügige Rolle, werden aber sofort bedeutungsvoll, wenn von dem fressenden Tier Pflanzenteile abgelöst werden sollen. Über die Rolle der häufig ebenfalls cuticularisierten Mundränder hat H. EIGENBRODT bei *Acroloxus lacustris* Beobachtungen machen können (noch unveröffentlicht).

Wie die von der Radula ergriffene Nahrung von ihr in den Oesophagus gelangt, ist eine für das Verständnis des ganzen Freßvorganges wichtige, aber in keinem Falle bisher in Angriff genommene Frage. Lediglich in einer Arbeit von GRAHAM (1934) über die Nahrungsaufnahme von *Patella* finden wir einige Angaben über diesen Punkt.

Über die verwickelten Formen des Innenraumes von Buccalhöhle und Vorderdarm gibt seine Abbildung eines Längsschnittes (Abb. 36) eine gute Vorstellung. Gegen Ende eines jeden Freßtaktes wird die Radula gegen die obere Wand des Buccalhöhle gehoben, wo eine Falte die Grenze zwischen Buccalhöhle und Vorderdarm kennzeichnet (*f* in Abb. 36); hier münden zugleich die Speicheldrüsen (Abb. 36 a. s.), deren Sekret nachweislich kein Enzym enthält, offenbar also von rein mechanischer Bedeutung ist. Einmal von der Radula abgehobene Nahrungspartikel werden im Vorderdarm von Flimmerströmen erfaßt und nach hinten getragen.

Wir selbst haben die noch unvollständige Beobachtung machen können, daß bei der Entnahme der Nahrung von der Radula bei *Littorina*, zwei den Radulaaustritt überlagernde Lappen (vgl. ANKEL 1937, Abb. 3, 7) eine wichtige Rolle spielen.

Während Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Weidegängern kaum zu trennen sind und jedenfalls wesentliche Probleme, die den Erwerb allein betreffen, nicht bestehen, ist bei den nunmehr zu besprechenden ernährungsphysiologischen Gruppen zwischen Erwerb und Aufnahme der Nahrung schärfer zu unterscheiden. Besondere Formen des Erwerbs sind bei den Planktonsammlern zu erwarten; sie sind entweder »Strudler« oder aber »Schleimnetzsteller«.

Die »Strudler« stellen innerhalb der Gastropoden eine noch gar nicht sehr alte Entdeckung dar. Wir danken die nähere Kenntnis dieser Gruppe den englischen Fachgenossen ORTON und

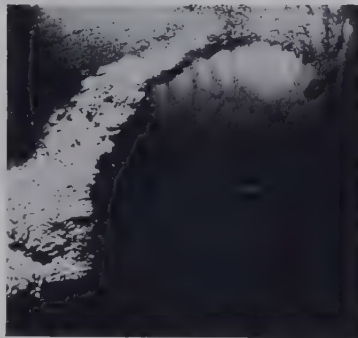


Abb. 35. *Helix pomatia* L. Freßspuren an einer Mohrrübe (oben rechts). Vergrößerung etwa 3fach.

YONGE, die nachweisen konnten, daß eine ganze Reihe von Arten — in erster Linie sind es Prosobranchier — Partikelfresser sind. Sie leben von Algen und anderen organischen Körpern, die sie mit dem Atemwasser herbeistrudeln und durch Abfiltration gewinnen. Atmung und Ernährung greifen also hier in ähnlicher Weise eng ineinander, wie bei den Phyllopoden, den Lamellibranchiern, den Ascidien, bei *Amphioxus* und den Brachiopoden.

Die naheliegende Frage, auf welche Weise eine zeitlebens an ihren Platz gebundene Schnecke, wie *Crepidula*, ihre Nahrung

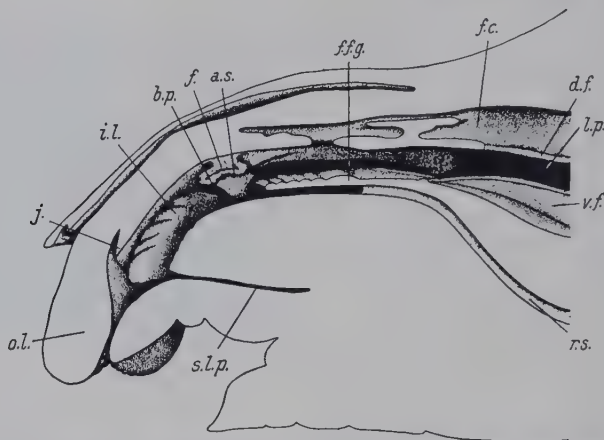


Abb. 36. *Patella vulgata* L. Sagittalschnitt der Kopfregion, hinten etwas links von der Mittellinie geführt und die Strukturen der vorderen Darmabschnitte zeigend. Alle weiß gelassenen Flächen sind Schnittflächen. Die Radula ist nicht eingezeichnet. *a. s.* Öffnung des Speicheldrüsenanges; *b. p.* Buccaltasche; *d. f.* rechte Dorsalfalte des Vorderdarms; *f.* Falte, die das vordere Ende der Buccalhöhle abgrenzt; *f. c.* Futtermrinne im Dach des Vorderdarms; *f. f. g.* Boden des Vorderdarms; *i. l.* rechte innere Lippe; *j.* Oberkiefer; *l. p.* rechte Reihe der Seitentaschen; *o. l.* dorsale obere Lippe; *r. s.* Radulasack; *s. l. p.* Sublingualtasche; *v. f.* ventrale Falte des Vorderdarms. Vergrößerung etwa 8fach.

Nach GRAHAM.

erwerbe, hat zunächst ORTON (1912) zu Untersuchungen an dieser Schnecke veranlaßt, die später weiter ausgebaut wurden (ORTON 1913 a, c). *Crepidula* kann als Beispielfall hier zunächst behandelt werden.

Den Ausgang der Beschreibung bilde der Atemwasserstrom, der wohlbekannt ist und sicher allen wasserbewohnenden Prosobranchiern zukommt. Dieser Strom tritt an der linken Seite des Tieres ein (Abb. 37,3), durchströmt die Mantelhöhle und tritt dann auf der rechten Seite wieder aus (Abb. 37,9). Der Atemwasserstrom hat bei *Crepidula* eine besondere Ausgestaltung erfahren.

Die Schnecke hat, verglichen mit anderen Arten etwa gleicher Körpergröße, eine auffallend große, weit nach hinten sich er-

streckende Mantelhöhle (Abb. 37a,<sub>1</sub>). Wie eine horizontale Wand zieht durch das Lumen der Mantelhöhle die ebenfalls stark entwickelte Kieme (Abb. 37b,<sub>2</sub>) und teilt den Raum in eine untere



Abb. 37. *Crepidula fornicata* (L.). Schema der Wasserströmungen und Filtervorrichtungen in der Mantelhöhle. Kombiniert nach den Angaben und Abbildungen von ORTON und nach eigenen Beobachtungen. a) Tier von unten (an einer Glasscheibe sitzend) gesehen. 1 Mantelhöhle; 2 Kiemenfäden (Zahl stark reduziert gedacht); 3 einführender Wasserstrom mit kleinen und großen Nahrungsteilchen; 4 Drüsenleiste am Kiemengrunde (=Endostyle); 5 halsartig verlängerter Teil des Kopffußes (=Epipodium\*); links von der Ziffer ist ein gedachter Einschnitt gezeichnet; 6 Nahrungswurst, im Einschnitt freigelegt, davor und dahinter durchschimmernd; der Pfeil zeigt den Weg der sich nach vorne vorschiebenden Nahrungswurst (von der Oberseite durch einen Einschnitt auf die Unterseite und vor die Radula); 7. Radula; 8. Tasche für größere Nahrungsteilchen, die ohne Umweg über die Kiemen, auf dem mit dicken Pfeilen gekennzeichneten Wege angeliefert werden; 9 ausführender Wasserstrom frei von Schwebeteilchen; 10 Fuß von der Unterseite. Der dicke Kontur außen kennzeichnet die Schale, darunter erscheint der Mantelrand. Vergrößerung etwa 4fach.

(Abb. 37b,<sub>10</sub>) und obere (Abb. 37b,<sub>11</sub>) Kammer. Die Kieme besteht — wieder im Gegensatz zu anderen Prosobranchierarten — nicht aus Blättern, sondern aus Fäden; etwa 400 solcher Kiemenfäden sind vorhanden und schaffen eine riesige Fläche hydro-motorisch arbeitender Wimpern.

Die Kiemenbewimperung, zusammen mit der der übrigen Mantelhöhle, erzeugt einen starken, kontinuierlichen Wasserstrom. Sein stärkster Zweig tritt in die untere Kammer ein, verbreitet sich auf der Fläche der die untere Kammer bedeckenden Kieme, tritt durch sie hindurch in die obere Kammer und strömt von ihr an der rechten Seite des Tieres wieder ins Freie (Abb. 37).

Beim Durchtritt durch die Kieme verliert das strömende Wasser die von ihm schwebend mitgeführten Partikel. Sie werden vom Filter der Kiemenfäden zurückgehalten, auf den Kiemenfäden eingeschleimt und zunächst den freien Kiemenfadenenden zugeführt (Abb. 37b, Pfeile).

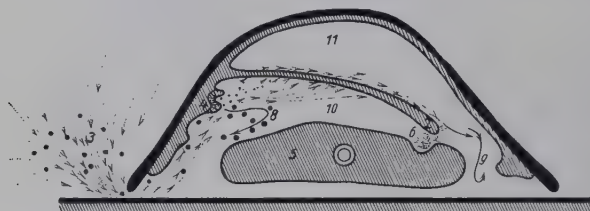


Abb. 37. *Crepidula fornicata*. b) Querschnitt des Tieres in Höhe der Ziffer 5 von a), von hinten betrachtet. Zahlenbezeichnung wie dort. Ferner: 10 untere (Einströmungs-)kammer; 11 obere (Ausströmungs-)kammer.

Zur Einschleimung der Partikel dient ein besonderes Organ, eine Drüsenleiste, die sich an der Basis der Kieme entlangzieht (Abb. 37,4) und von ORTON (1913c) als »Endostyl« bezeichnet worden ist — eine Bezeichnung, die wir beibehalten können, mit dem ausdrücklichen Hinweis, daß lediglich die funktionelle Analogie mit dem entsprechenden Organ bei den Ascidien und bei *Amphioxus* ausgedrückt werden soll.

Die eingeschleimten Partikel geraten von den freien Enden der Kiemenfäden in eine unmittelbar darunterliegende, im weitvorragenden Halsteil des Tieres an der rechten Seite nach vorne ziehende Rinne. Hier werden Partikel und Schleim zusammen zu einer förmlichen Nahrungswurst (Abb. 37,6) geformt. Die Nahrungswurst wird in der Rinne langsam nach vorne geschoben und kommt schließlich, über lappenförmige Verbreiterungen des Kopfes hinweg, vor die Mundöffnung, wo sie von der Radula (Abb. 37a,7) stückweise aufgenommen wird.

Es gibt außer diesem noch einen zweiten Weg, auf dem Nahrung zum Munde gelangen kann. Gleich zu Beginn des einführenden Wasserstromes findet sich eine Einrichtung, die feinere Partikel von gröberen zu sondern vermag. Wie sie arbeitet, scheint



mir nach den vorliegenden Arbeiten nicht völlig geklärt. Möglich, daß mit der Ausbreitung des Stromes in der Mantelhöhle schon die Gewichtsverschiedenheiten sich geltend machen und dadurch die schwereren Partikel in die Wirkung anderer Flimmerströme geraten als die leichteren. Jedenfalls werden die schweren Partikel sofort wieder nach vorne und unmittelbar am Mantelrand entlang geführt, wo sie in einer besonderen Hauttasche (Abb. 37a,s) alsbald gesammelt und eingeschleimt werden. Diese Hautfalte liegt dem Mund gegenüber, auch hier kann also die Radula nach Bedarf



Abb. 38. *Crepidula fornicata* (L.). Radula. Aufnahme in Funktionsstellung unter Wasser. Ultropak (Tauchansatz). Vergrößerung etwa 100fach.

Nahrung aufnehmen. Sind die in der Hautfalte angesammelten Partikel unerwünscht, so können sie mit dem ausführenden Strom auch wieder unmittelbar aus der Mantelhöhle ausgestoßen und auf diesem Wege entfernt werden.

Die Frage, inwieweit Beziehungen zwischen Form und Funktion bei der Radula wirklich nachweisbar sind, scheint bei *Crepidula* mit besonderer Schärfe prüfbar. Denn die Funktion ist, verglichen mit anderen Prosobranchiern, ja durchaus eigenartig und eine entsprechende Eigenart der Form wäre zu erwarten.

Dieser Erwartung wird wenigstens insofern entsprochen, als die Differenzierung der Radulazähne mit Fortsätzen und Zacken hier nur sehr gering ist (Abb. 38). Ferner hat der englische Zoologe PEILE (1937) die bemerkenswerte Feststellung gemacht, daß die Zähne der Radula von *Crepidula* niemals Abnutzungsspuren zeigen, im Gegensatz zu denen vieler anderer Gastropoden.

Der Mechanismus der Radula ist der der Spreizzahnradula (Abb. 38), die ihre Brauchbarkeit hier nicht minder erweist, wie bei manchen Weidetieren und Pflanzenfressern und, wie wir später noch sehen werden, auch noch bei anderen Formen des Nahrungserwerbs. Die ausgeschwenkten Zähne erfassen die Stücke der Nahrungswurst, die eingeschwenkten halten sie fest und führen sie nach hinten.

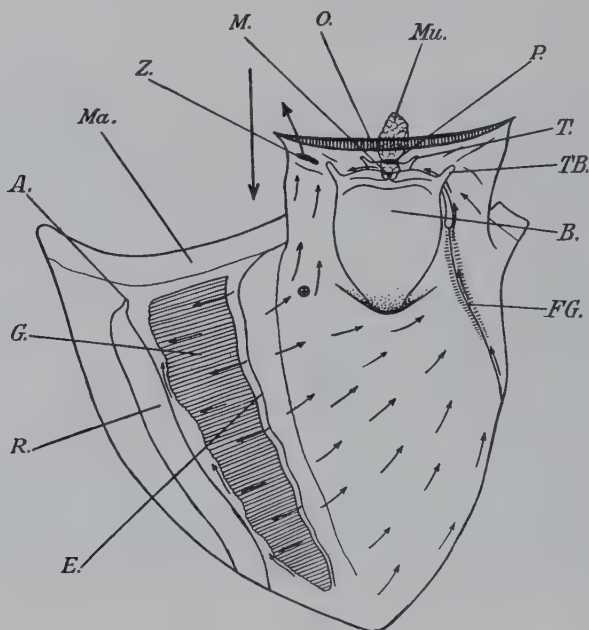


Abb. 39. *Vermetus novae-hollandiae*. Mantelhöhle geöffnet durch einen Schnitt auf der rechten Seite. Dach der Mantelhöhle nach links aufgeklappt; A After; Ma Mantelrand; Z Stelle der Anhäufung grober Teilchen; M Mund; O Operculum; Mu Schleim von der Fußdrüse; P Fußdrüse; T Fußtentakel; TB Tentakel der Buccalmasse; B Buccalmasse; FG Futtergrube; E Endostyl; R Enddarm; G Kiemen. Nach YONGE, verkleinert. Vorliegende Vergrößerung etwa 1,5fach.

In Fortführung der Untersuchungen ORTONS hat C. M. YONGE (1932, 1935, 1937, 1938) eine ganze Reihe von weiteren Prosobranchierarten als Strudler erkannt und ihre artspezifischen Besonderheiten beim Nahrungserwerb untersucht. Sie in den Einzelheiten zu schildern, würde den Rahmen unseres Referates überschreiten. Ich kennzeichne kurz: *Capulus hungaricus*, *Crepidula* nahe verwandt und ebenfalls von ausgeprägter Seßhaftigkeit, hat ein besonders vollkommenes System von nahrungssammelnden Flimmerströmen, die ihre Partikel allesamt in einer Grube an der

Oberfläche des weit nach vorne verlängerten Fußes sammeln. Von hier wird die Nahrung mit Hilfe der rinnenförmig verlängerten Proboscis der Radula zugeleitet. *Vermetus novae-hollandiae*, an seinen Platz zeitlebens gefesselt, wie alle *Vermetus*-Arten, sammelt die in der Kieme abgefilterten und von dort antransportierten Partikel in einem Schleimpfropf, den in diesem Falle die Fußsohlendrüse liefert (Abb. 39). Das ist ein artspezifisches Verhalten; wir werden gleich noch sehen, daß eine andere *Vermetus*-Art es anders macht.

Von besonderem Interesse ist schließlich *Aporrhais pes pelecani*. Das Tier verdankt bekanntlich seinen Namen der merkwürdigen Verbreiterung der Schalenmündung, die es als »Alterschale«, d. h. nach Abschluß des Wachstums, ausbildet (vgl.

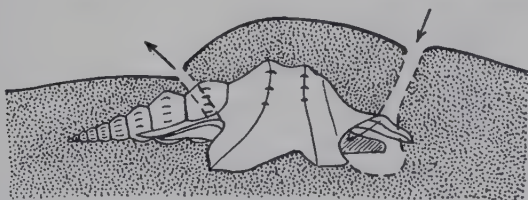


Abb. 40. *Aporrhais pes pelecani* (L.). Im Schlick eingegraben, von der rechten Seite gesehen; halbschematisch, nach YONGE. Das Tier steht durch zwei Kamine mit dem freien Wasser in Verbindung; durch den vorderen strömt Wasser ein, durch den hinteren aus. Vergrößerung  $1\frac{1}{2}$ -fach.

ANKEL 1936, S. 196). Funktionell erschien diese merkwürdige Bildung bis vor kurzem unbegreiflich und nur WEBER (1924) konnte zeigen, daß die artspezifischen Bewegungsreaktionen gewisse sinnvolle Zusammenhänge mit der Form des Fortsatzes zeigen. Die eigentliche Bedeutung hat YONGE (1937) aufzeigen können. *Aporrhais*, als ausgesprochener Schlickbewohner schon lange bekannt, bohrt, wie YONGE beobachten konnte, sich in die weiche Materie ein und schafft unter dem handförmigen, nach vorne gerichteten Fortsatz seiner Schale einen schlickfreien Raum, der durch 2 schleimgefestigte Schornsteine, durch einen vorderen und einen hinteren Kanal mit der Oberfläche in Verbindung steht (Abb. 40). Hier wird jetzt der Wasserstrom durchgeleitet, den das Tier nicht anders als die übrigen Strudler erzeugt und in gleicher Weise abfiltert. Außer abgefiltertem Material werden sicher auch sonstige organische Partikel gefressen, die sich in der Mulde vor der Proboscis der Schnecke ansammeln können; die Proboscis hat unter dem langen fingerförmigen Fortsatz der Schale auch nach vorne ein freies Betätigungsfeld (Abb. 40).

Ganz kürzlich hat YONGE (1938) mitteilen können, daß eine (noch nicht veröffentlichte) Arbeit von GRAHAM über *Turritella* zu dem Resultat geführt hat, daß auch diese Art als Strudler lebt, genau wie *Aporrhais*, aber mit spezifischen Anpassungen an den von ihr bewohnten Schlick (vgl. dazu ANKEL 1936, S. 101).

So stehen die Strudler als gut gekennzeichnete Funktionstyp vor uns, der vor allem bei Prosobranchiern, und zwar in verschiedenen, verwandtschaftlich nicht unmittelbar zusammenhängenden Gruppen sich entwickelt hat. Der innige Zusammenhang der ganzen Organisation mit der besonderen Ernährungsweise wird hier in besonders eindrucksvoller Weise deutlich, weil überall von der, als Typus denkmöglichen, abstrahierten Norm abgewichen ist. Ich stelle schlagwortartig heraus: Festsitzende Lebensweise, Schalenveränderung, Vergrößerung der Mantelhöhle, Formänderung der Kiemenblätter und damit Vergrößerung der hydro-motorisch wirksamen Flimmerfläche, Einrichtungen für die Filtrierung, Einschleimung und den Antransport der Nahrung, Besonderheiten der Radula.

Zwangsläufig schließen sich den Eigenarten der Nahrungsaufnahme solche der Nahrungsverwertung an: Der Umstand, daß Strudler nicht in Abständen Mahlzeiten halten, sondern so gut wie zeitlebens ununterbrochen fressen (es besteht lediglich eine Abhängigkeit der Intensität von der Temperatur), verlangt ganz andere Einrichtungen zur Enzymlieferung als bei Gelegenheitsfressern, deren rhythmische Enzymlieferung ja genau bekannt ist. Vermutlich haben die Strudler im Kristallstiel eine Einrichtung, die die schubweise gelieferten Enzyme adsorbiert und dauernd in kleinen Mengen freigeben kann, so wie es die ununterbrochene Nahrungsaufnahme fordert. Es wird also nicht nur dauernd Nahrung aufgenommen, sondern es kann auch dauernd verdaut werden (vgl. YONGE 1932). Eine weitere Folge der besonderen Form der Nahrungsaufnahme ist der Schleim, der bei allen Strudlern in ansehnlichen Mengen in den Darm gelangt. Nach den Angaben von YONGE (1935) ist das  $p_H$  innerhalb des Darms von Strudlern so gestuft, daß es im Maen die Viskosität des Schleimes herabsetzt (niedriges  $p_H$ ), sie im Mastdarm aber wieder erhöht (hohes  $p_H$ ); dadurch wird einestells die Verdauung ermöglicht, aber auch die Herstellung eines festen Kotes gewährleistet, der ebenfalls im Gesamtbild des Strudlers von Wichtigkeit ist (Möglichkeit der Entfernung aus dem Bereich des einströmenden Wassers!).



Ohne Zweifel könnten bei entsprechender Prüfung auch alle Reaktionen einschließlich ihrer zentralen Leitung den geschilderten Besonderheiten zugeordnet werden. Solche Bilder zu erhalten, müßte im übrigen das letzte Ziel von Arbeiten sein, wie wir sie hier besprechen.

Ein kurzer Hinweis muß noch auf das Osphradium gemacht werden, auf das ebenfalls YONGE die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Wir werden es später bei Besprechung der Räuber und Fleischfresser noch als wichtiges chemisches Sinnesorgan kennenlernen. Bei den Partikel-Sammlern ist die gleiche

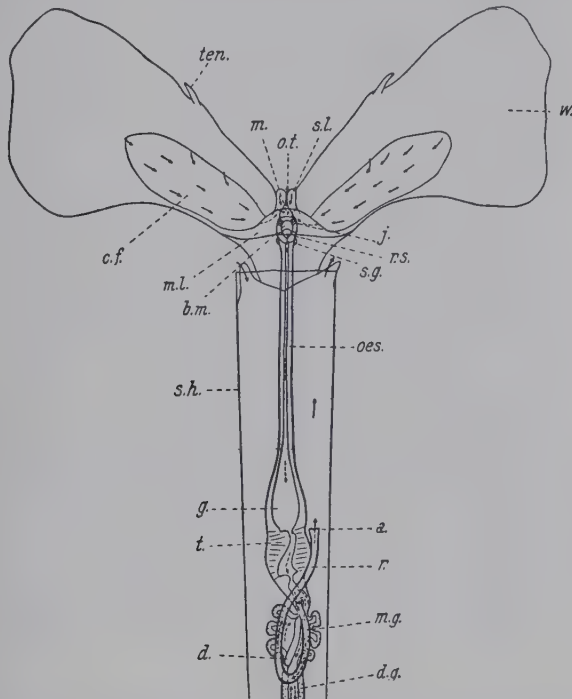


Abb. 41. *Creseis acicula* Rang. Vordere Körperhälfte, von ventral gesehen. Der Verlauf der Flimmerströme ist mit ausgezogenen, der Weg der Nahrung mit gestrichelten Pfeilen angegeben. Nur die Ernährungsorgane sind eingezeichnet. Nach YONGE, verkleinert. Vorliegende Vergrößerung etwa 12fach.

Funktion des Osphradium nicht sehr wahrscheinlich. YONGE hat nun (zusammen mit HULBERT 1937) die Vermutung ausgesprochen, daß das Osphradium bei den Strudlern ein Sedimentprüfer sein könne, das heißt, daß in ihm vorhandene Tastzellen Sediment von bestimmter Größe erkennen und gegebenenfalls seine Ausleitung veranlassen könnten. Eine experimentelle Prüfung dieser vorläufig ganz hypothetischen Meinung erscheint erwünscht.

Im Gesamtgebiet der Gastropoden gibt es noch eine zweite Gruppe von Strudlern. Das sind die thecosomaten Pteropoden.

Bei dieser Gruppe hat YONGE (1926) in einer schönen Untersuchung den Verlauf der Flimmerströme und den Freß-Mechanismus für 4 Arten, für *Cavolinia inflexa*, *Cresis acicula* (Abb. 41), *Cymbulia peronii* und *Gleba* (*Tiedemannia*) *cordata* aufklären können. Es handelt sich hier um eine reine Flimmerstromwirkung, die ohne eingeschaltetes Filter die feineren Plankton-Partikel der Mundöffnung zuführt. Träger der Flimmerströme sind die paarigen Parapodien und der unpaare Mittellappen des Fußes. Aufnahmeapparat ist auch hier die Radula, ohne daß wir über ihre Funktion im einzelnen Näheres wüßten; doch tritt ihre Bedeutung offenbar in dem Maße zurück, in dem die Spezialisierung des flimmernden Apparates steigt — bei *Gleba*, bei der der Flimmerstrom-Apparat besonders weitgehend entwickelt ist, fehlen Buccalmasse, Radula, Kiefer und Speicheldrüsen.

Im Gegensatz zu den thecosomaten Pteropoden leben die gymnosomaten als Räuber, wie hier bereits kurz bemerkt sei. Bis heute gibt es über die Art und Weise, wie sie mit Hilfe ihrer zum Teil saugnapfbewehrten Arme, ihrer merkwürdigen, ausstülpbaren Hakensäcke und ihrer wohlausgebildeten Radula die Nahrung ergreifen und sich einverleiben, noch keine eingehendere Untersuchung. In manchen Fällen zeigt die Radula ausgesprochene Konvergenzen zu der der Heteropoden.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß auch alle freischwimmenden Gastropodenlarven Strudler sind. Genauer ist meines Wissens bei keiner Form bekannt. Hier liegt also noch ein weites Feld für Untersuchungen offen, wenn man die Vielfalt der Formen bedenkt (vgl. die Arbeiten von M. V. LEBOUR, zusammengestellt bei ANKEL 1936). —

Eine bisher alleinstehende Form des Nahrungserwerbs aus dem Plankton ist bei der im Mittelmeer häufigen Wurmschnecke *Vermetus gigas* gegeben. Diese Art, festsitzend in einer Kalkröhre wie alle *Vermetidae*, breitet im stillen Wasser ihres Biotops ein Netz aus zahlreichen Schleimfäden aus (Abb. 42). In diesen Schleimfäden bleiben Planktonten hängen, die Fäden werden alsbald von dem Tier wieder eingezogen und mitsamt den anhängenden Organismen verzehrt.

Die richtige Vermutung über diese seltsame Art des Planktonfischens mit Hilfe eines Schleimnetzes hatte bereits im Jahre 1878 DE ROUGEMONT; sie wurde dann von SIMROTH übernommen, aber erst vor wenigen Jahren hat CAESAR R. BOETTGER (1930) in einer sorgfältigen Studie die Einzelheiten dieser Form von Nahrungserwerb völlig klargestellt.

Die Schleimfäden werden von der Fußdrüse des Tieres geliefert und von ihm ins umgebende Wasser, offenbar unter Druck, aus-

gestoßen. Dabei ist bemerkenswert, daß YONGE bei einer anderen *Vermetus*-Art, *Vermetus novae-hollandiae*, ebenfalls eine starke Sekretion der Fußdrüse feststellen konnte, die hier allerdings zu einem anderen Zweck, nämlich der Verklebung der abgefilterten Plankton-Partikel dient (s. oben S. 261!). Die Entwicklung der sozusagen »weiteren« Verwendung des Fußdrüschleimes aus

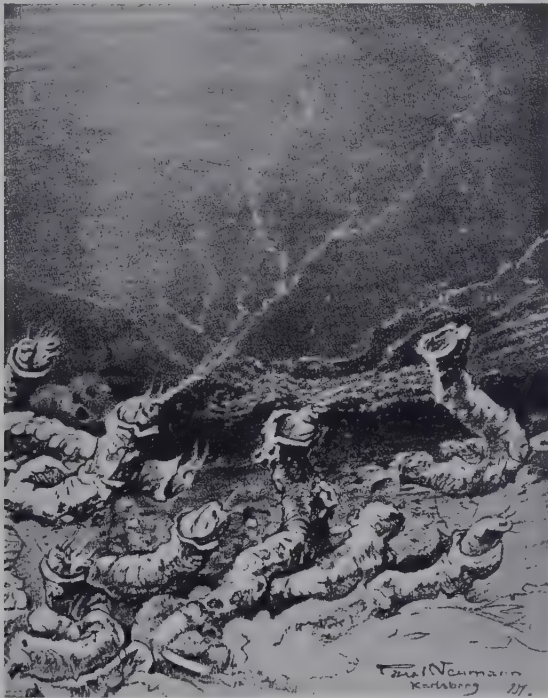


Abb. 42. *Vermetus gigas* Biv. Mehrere Exemplare, die im Aquarium ein Schleimnetz ausgebreitet haben. Nach NEUMANN-KARLSBERG, verkleinert.

dieser »engeren« ist leicht vorstellbar, ja es ist zu erwarten, daß bei manchen *Vermetus*-Arten beide Formen des Nahrungserwerbs ineinander übergehen.

BOETTGER hat durch eine Reihe von Versuchen zeigen können, daß chemische Reize, wie sie z. B. von zerdrückten Planktonten ausgehen, von *Vermetus* zwar wahrgenommen werden, daß sie das Tier aber nur zum Herauskriechen aus seiner Röhre, nicht zum Ausstoßen der Schleimfäden veranlassen. Das geschieht einwandfrei erst auf Erschütterungsreize hin, wie sie beim Aquariumsversuch z. B. von eingesetzten Daphnien ausgehen, im Experi-

ment aber auch durch perlende Luftblasen erzeugt werden können. Solche Reize veranlassen das Tier zum Spinnen seines Schleimnetzes, dessen Fäden von ihm auch dann gefressen werden, wenn sie, wie im Luftblasenversuch, leer bleiben. Die Ecken des Fußes von *Vermetus gigas* sind ebenso wie bei anderen *Vermetus*-Arten (Abb. 39, T) zu besonderen Fußtentakeln ausgezogen; möglicherweise wird die Wahrnehmung der Erschütterungsreize durch sie vermittelt.

Gerät einmal zufällig eine größere Beute in die Reichweite des *Vermetus*-Kopfes, dann wird sie ebenfalls vom Tier aufgenommen. Diese Form des Nahrungserwerbs spielt aber im ganzen sicher keine wichtige Rolle.

BOETTGER hat nachweisen können, daß die Wirkung des Schleimnetzes auf die Beutetiere lediglich auf seine Klebekraft zurückgeht; Giftwirkungen hat der Schleim nicht.

Nach dem Schleimnetzsteller *Vermetus gigas* ist hier die große Gruppe der eigentlich fleischfressenden Gastropoden anzuschließen. Sie sind entweder Jäger oder Aasfresser. In beiden Fällen bedürfen die Tiere der Einrichtungen für das Aufspüren der Beute oder des Fraßes, Jäger bedürfen obendrein bestimmter Fähigkeiten, um sich ihrer Beute zu bemächtigen; Jäger und Aasfresser müssen beide den erworbenen Fraß, also die Gewebe des überwältigten Tieres oder gefundenen Aases, in sich aufnehmen.

Über Spürorgane und spürendes Verhalten hier nur wenige Worte. Beide stehen stets in unverkennbarer Beziehung zum artspezifischen Beutekreis. Wenn man im allgemeinen den Sitz chemoreceptorischer Organe bei den Gastropoden in den Tentakeln suchen möchte, zeigt sich, daß sie z. B. bei den Naticiden, die unter der Oberfläche des Meeressandes den dort vergrabenen Muscheln nachspüren, zusammen mit Tastorganen in den Vorderrand des Propodium verlegt werden, das eine dementsprechend kräftige Nervenversorgung aufweist; gleichzeitig sind die Tentakeln rückgebildet (vgl. Abb. 53). Die Haltung eines beutesuchenden *Sycotypus* (Abb. 43) läßt eine Bedeutung des Fußvorderrandes ebenfalls vermuten und auch BROCK (1936) und COPELAND (1918) finden bei *Buccinum*, *Allectrion* und *Busycon* die Rolle des vorderen Fußrandes bestätigt, soweit es sich um Reize handelt, die von der Bodenfläche ausgehen, auf der das Tier sich bewegt.



Im gleichen Bereich können die Tentakeln von Bedeutung sein, die von einem beutesuchenden *Sycotypus* (Abb. 43) oder von *Buccinum* (BROCK 1936, Abb. 3) nach unten gesenkt getragen werden, ja, beim Verfolgen einer Schleifspur, vom Tier aktiv und in ständigen Wiederholungen mit dem Boden in Berührung gebracht werden (BROCK 1936).

In allen genannten Beispielen handelt es sich um Sinnesorgane, die eine Spürarbeit nur im engsten Umkreis des beutesuchenden Tieres ermöglichen, erleichtern oder ergänzen. Wie COPELAND (1918) durch Ausschaltungsversuche hat zeigen können, erscheint ihre Rolle gering im Vergleich zu den Einrichtungen, die dem spürenden Tier Reize aus weiterem Umkreis zuführen. Unter den räuberischen und aasfressenden Gastropoden zeigen vor allem die »Rhachiglossen« solche Einrichtungen in ausgeprägter Form. Die morphologisch-funktionellen Grundlagen sind bei allen Arten weitgehend ähnlich. Der gleiche Wasserstrom, der den Strudlern die Nahrungsteilchen zuträgt, bringt hier chemische Reize aus der Umwelt an einen feinen Chemoreceptor, das Osphradium, heran. Entscheidend ist die Ausweitung der geprüften Umwelt durch die Ausbildung einer zuleitenden Röhre, des Siphos, der, um den Ausdruck von BROCK (1936) anzuwenden, für das Tier den Radius des »chemischen Horizontes« zunächst einmal soweit spannt, wie er selbst vom Tier hinausgestreckt werden kann. Die zur Siphöffnung hineinziehende Wasserströmung erweitert diesen Radius nicht wesentlich, denn ihre Tiefenwirkung ist, wie BROCK (1936) für *Buccinum* zeigen konnte, nicht erheblich (bei *Buccinum* etwa  $\frac{1}{2}$  cm). Entscheidend aber ist das Verhalten der Siph-Träger gerichteten Wasserströmungen gegenüber: Der Siph (*Buccinum*, BROCK) oder das ganze Tier (*Nassa*) (Abb. 44) wird dem Wasserstrom

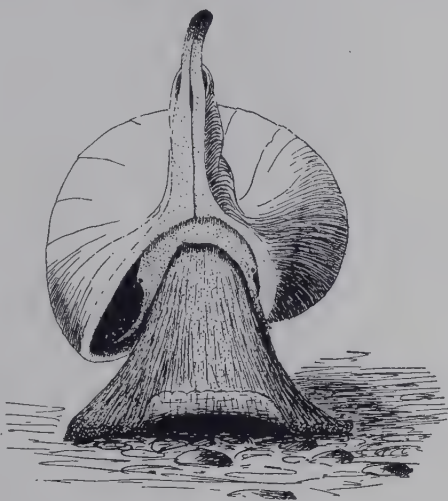


Abb. 43. *Sycotypus canaliculatus* (L.), Beute suchend, von vorne gesehen, um die Haltung von Siphon, Fühlern und Fußrand zu zeigen. Nach COLTON (1908).  
Etwa  $\frac{1}{2}$  natürliche Größe.

entgegengerichtet und so ein vom Tier zunächst unabhängiges Geschehen in der Außenwelt seiner Umwelt sinnvoll eingefügt: Das von seinen Spürsinnen beherrschte Gebiet wird zu einem Umfang erweitert, der, gemessen am Tier, riesig genannt werden muß. Man muß sich nur einmal selbst den eindrucksvollen Versuch vorführen, wie ein stromaufwärts in einem Wattenpriel ausgelegtes Stück Muschelfleisch Dutzende von stromabwärts im Sande verborgen sitzenden Netzreußenschnecken innerhalb weniger Minuten alarmiert und aus vielen Metern Entfernung zum Fraße versammelt.

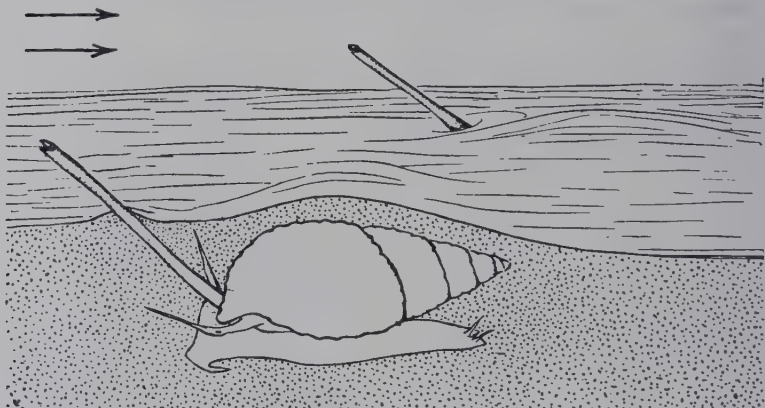


Abb. 44. *Nassa reticulata* (L.). Zwei Tiere, eingegraben im Sande eines Priels (halbschematisch). Die Tiere strecken den Siphos aus dem Sande (Schnitt punktiert; Oberfläche gestrichelt) heraus und der Stromrichtung des Priels (Pfeile) entgegen.  
Verändert nach ANKEL (1936). Etwa doppelte natürliche Größe.

Durch COPELANDS (1918) Ausschaltversuche ist sichergestellt, daß für diese Form des Witterungsvermögens allein das Osphradium verantwortlich gemacht werden kann. HENSCHEL (1932) hat dann nachweisen können, daß durch das Osphradium Geruch- und Geschmacksstoffe als verschiedene Qualitäten empfunden werden. —

Die erspürte Beute ist in den meisten Fällen den Freßwerkzeugen nicht ohne weiteres zugänglich, zunächst müssen Schutzeinrichtungen überwunden werden. Für fleischfressende Prosobranchier stellen in den meisten Fällen Muscheln die Beute dar, deren Schalen in vielen (nicht allen) Fällen den Weichkörper vor dem Angreifer zunächst beschützen. Eine erstaunliche Fülle von Verhaltensweisen findet man allein bei Meeres-Prosobranchiern ausgebildet, um dem Räuber den Zugang zum Weichkörper des Schaltieres zu eröffnen. Die meisten sind lediglich beobachtet, bieten infolgedessen noch zahlreiche Fragen und wären einer eingehenderen Analyse wert.

Daß Prosobranchier ihre Schale als »Werkzeug« in ihre Handlungen einbeziehen und mit diesem Gerät Muschelschalen knacken können, hat zuerst FRANÇOIS (1891) mitgeteilt. Er berichtete darüber brieflich an seinen Lehrer LACAZE-DUTHIERS. Eine bestimmte *Murex*-Art, *Murex fortispina*, öffnet große Muscheln dadurch, daß sie die beiden Schalenklappen mit Hilfe eines Zahnes

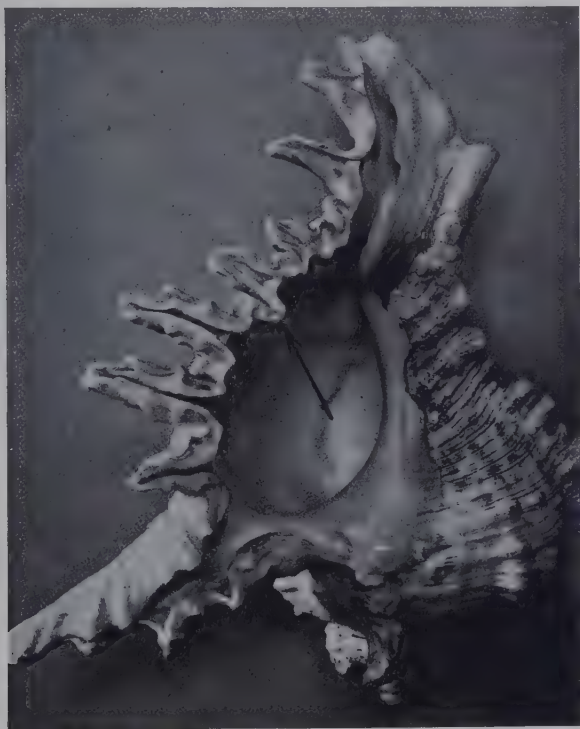


Abb. 45. *Murex fortispina*. Schale aus der Sammlung des Gießener Zoologischen Instituts. Apex nach unten gerichtet. Der Pfeil zeigt auf den beim Öffnen der Muscheln angewandten »Spezialzahn«. Zwei Drittel natürl. Größe.

auseinanderdrängt, der vom Außenrande des Mündungssaumes in das Lumen der Mündung hineinragt (Abb. 45). Gegen diesen »Spezialzahn« (Abb. 45, Pfeil) drückt die Schnecke ihre Beute mit dem Fuße und es ist einleuchtend, daß die Lage, die die Schnecke ihrer Beute gibt, dabei eine ganz bestimmte sein muß. LACAZE-DUTHIERS, der vielleicht zunächst nicht frei war von Zweifeln über diese Beobachtung, mußte zu seinem Erstaunen bei allen Schalen von *Murex fortispina*, die in der Sorbonne-Sammlung zu finden waren, die gleichen Gebrauchsspuren am Spezialzahn feststellen,

von denen FRANÇOIS berichtet hatte. Ich kann nur hinzufügen, daß ein Exemplar, das sich (aus einem alten »Conchylienkabinett« stammend) in unserer Gießener Sammlung fand, die Gebrauchsspuren ebenfalls ganz unverkennbar zeigt (Abb. 45). Der Spezialzahn ist allein Eigentümlichkeit von *Murex fortispina*, andere *Murex*-Arten haben ihn nicht.

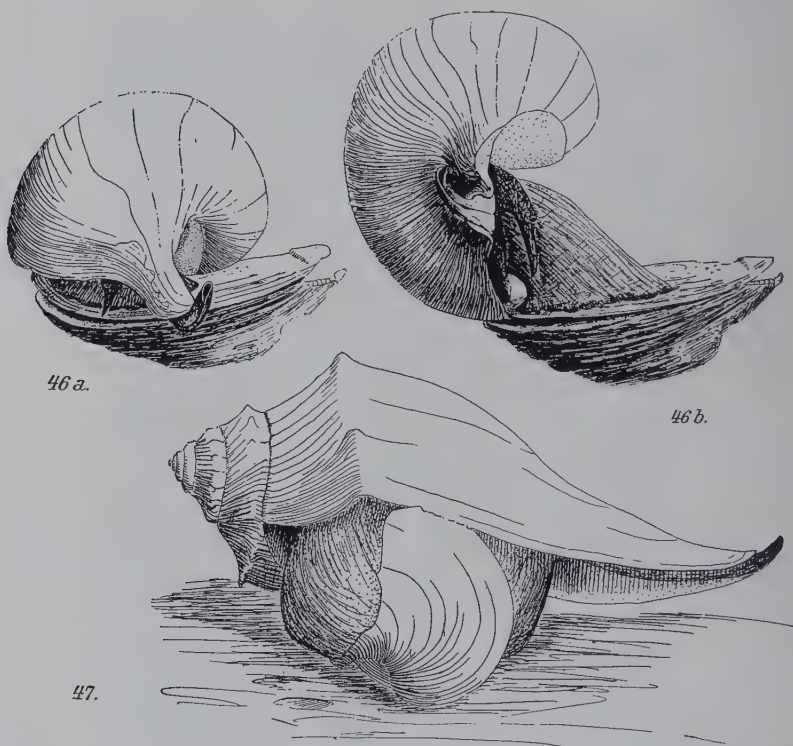


Abb. 46. *Sycotypus canaliculatus* (L.), überwältigt eine Auster in zwei Phasen (a und b). Nach COLTON (1908). Etwa  $\frac{1}{2}$  natürliche Größe.

Abb. 47. *Fulgur carica* (L.) überwältigt (knackt) *Venus*. Nach COLTON (1908). Etwa  $\frac{1}{2}$  natürliche Größe.

Es bedarf kaum des Hinweises, wie wertvoll eine nähere Prüfung dieses Falles für unsere Einsicht in die Leistungen des Prosobranchier-Organismus sein könnte. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß auch bei anderen Arten vergleichbare Handlungen nachzuweisen sind. COLTON (1908) hat beschrieben, wie *Fulgur carica* eine *Venus* so gegen ihren äußeren Schalenrand drückt, daß die beiden Klappen der Muschel auseinandergepreßt werden (Abb. 47). Auch hier zeigt die Schale der Schnecke Gebrauchsspuren bzw.



Merkmale der Ausbesserung, sind die Schalen der von *Fulgur* überwältigten *Venus* stets am Außenrande verletzt.

Es liegt auf gleicher Linie, wenn, wiederum nach COLTON, *Sycotypus canaliculatus* Austern dadurch überwältigt, daß er, auf der oberen Schalenklappe sitzend, »abwartet«, bis die Muschel sich geöffnet hat, um dann durch eine rasche Drehung seinen freien Schalenrand zwischen die beiden Schalenklappen der Muschel zu pressen und sodann den Rüssel durch den nunmehr gesicherten

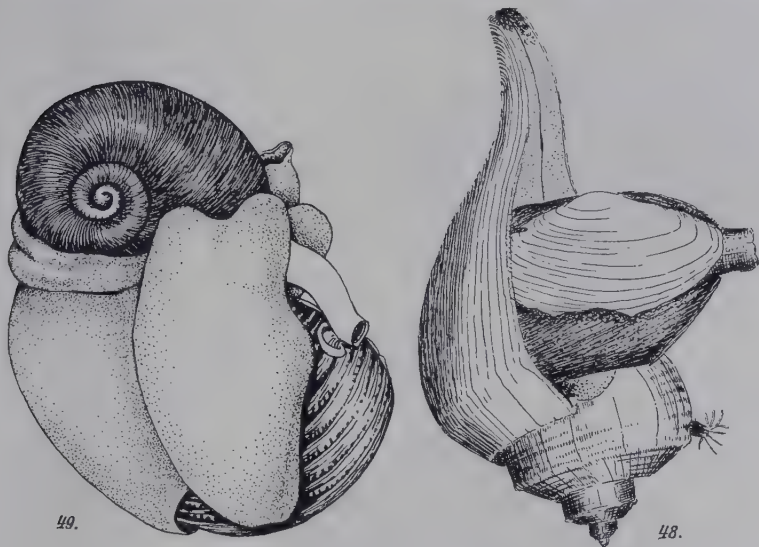


Abb. 48. *Sycotypus canaliculatus* (L.) frißt *Mya*. Nach COLTON (1908).  
Etwa  $\frac{1}{2}$  natürliche Größe.

Abb. 49. *Natica josephina* Risso, eine Muschel anbohrend.  
Kombinationsfigur von SCHIEMENZ (1891), umgezeichnet. Etwa natürliche Größe.

Spalt einzuführen (Abb. 46). Muscheln, die, wie die *Mya*-Arten, ihre Schalen nicht vollständig verschließen können, werden hingegen einfach mit dem Fuß umklammert und von dem alsbald ausgestülpten Rüssel in Angriff genommen (Abb. 48); das gleiche gilt nach Versuchen von COLTON (1908) von Austern, die künstlich aufgebrochen wurden. —

Auf völlig anderem Wege gelangen bohrende Meeresprosobranchier zu ihrem Ziel. Bohrleistungen sind bisher nur aus den beiden Familien der Naticiden und der Muriciden bekannt geworden.

Fossil [vgl. HAYASAKA (1933) und LIVAN (1937)] und recent (Abb. 50) sind die sauber gerundeten, trichterförmig nach innen etwas verjüngten Bohrlöcher der Naticiden wohlbekannt. Kein

kleiner Hundertsatz sandbewohnender Muscheln wird auf diesem Weg von Naticiden überwältigt, die unter der Oberfläche den Sand durchpflügen, aufgespürte Muscheln mit den riesig verbreiterungsfähigen Lappen ihres Fußes umklammern, um dann mit der Bohrtätigkeit zu beginnen (Abb. 49).

Das »Wie« des Bohrvorganges ist auch heute noch in vielen wichtigen Punkten ungeklärt. Zwar konnte ich (ANKEL 1937) die von SCHIEMENZ in einer klassischen Untersuchung (1891) schon gut



Abb. 50. *Tellina ballica*. Linke Schalenklappe von einer Naticide (vermutlich *Lunatia catena* [Da Costa]) angebohrt. Die dunklen Flecken auf der Schale sind Reste von Endplatten, mit denen Byssusfäden von *Mytilus* (nach dem Tode des Tieres) befestigt waren. Vergrößerung 2fach.

gestützte Annahme, daß die bei allen Naticiden unterhalb des Rüssels befindliche Drüsenplatte (Abb. 53) als »Bohrdrüse« durch Auflösung des Kalkes ohne jede Beteiligung der Radula arbeitet, im Versuch unmittelbar bestätigen: Auch lebendfrisch dem Tier entnommene Bohrdrüsen üben noch eine kalklösende Wirkung aus. Alle Untersuchungen über den wirkenden Stoff aber sind bisher erfolglos geblieben. Eine freie Säure nachzuweisen ist mir ebensowenig wie den

früheren Untersuchern gelungen<sup>6)</sup>. Es bleibt zu untersuchen, ob nicht die Lösung des Kalkes auf anderem Wege als über die Ausscheidung einer freien Säure vor sich gehen kann<sup>7)</sup>.

Noch völlig ungeklärt ist der Bohrvorgang bei Muriciden. Die Bohrlöcher haben eine von der der Naticiden abweichende, steilwandige Form, es scheint nicht ausgeschlossen, daß eine Auflösung des Kalkes durch Radulatätigkeit ergänzt wird. Wir können also heute noch nicht einmal sagen, wie unsere in Helgoland so häufige Purpurschnecke bohrt, obgleich sie ohne weiteres auch im Aquarium

<sup>6)</sup> Herr Prof. KROLLFEIFFER, Gießen, dem ich für Rat und Hilfe auch an dieser Stelle danken möchte, hat auf meine Bitte hin Bohrdrüsen von *Natica millepunctata* (Material von der Zoologischen Station Neapel) in größeren Mengen untersucht. Die Proben auf Schwefelsäure, Phosphorsäure, Salpetersäure, Ameisensäure fielen negativ aus, wie überhaupt jede Prüfung auf das Vorkommen einer freien Säure.

<sup>7)</sup> Gesprächsweise erwähnte mir Herr Prof. G. CHR. HIRSCH Versuche, die er in zurückliegenden Jahren angestellt hat und die ihm die Vermutung nahelegten, bei der Lösung des Kalkes durch *Natica* spiele ein spezifisches Ferment, eine Calcase, eine entscheidende Rolle. Ich erwähne diese Vermutung mit dem Einverständnis ihres Autors an dieser Stelle, weil sie bei künftigen Untersuchungen der Frage Beachtung verdient.

Miesmuscheln und Strandschnecken anzufallen pflegt. Schon die eben dem Kokon entschlüpften Jungtiere bohren ihre Altersgenossen an (Abb. 51).

Eine eingehendere Zusammenstellung über den ganzen Fragenkreis habe ich früher gegeben (ANKEL 1936, 1937). —

Bei verschiedenen verwandtschaftlichen Gruppen und auf anatomisch ebenfalls sehr verschiedenen Grundlagen finden sich Einrichtungen, die geeignet sind, Giftstoffe in den Körper des Beutetieres zu übertragen. Am besten sind wir über die Säuredrüse von *Dolium galea* unterrichtet, dem WEBER (1927) eine vorbildliche Untersuchung gewidmet hat (Abbildung 52). Weniger befriedigend sind unsere Kenntnisse über die zu Giftstacheln umgewandelte Radula der Coniden, die als giftige Schnecken am längsten bekannt sind, weil der »Stich« größerer Arten auch beim Menschen recht erhebliche, ja unter Umständen tödliche Wirkungen haben kann.



Abb. 51. *Nucella lapillus* (L.). Schale eines soeben dem Kokon entschlüpften Jungtieres, die von einem Altersgenossen angebohrt wurde. Vergrößerung 35fach.

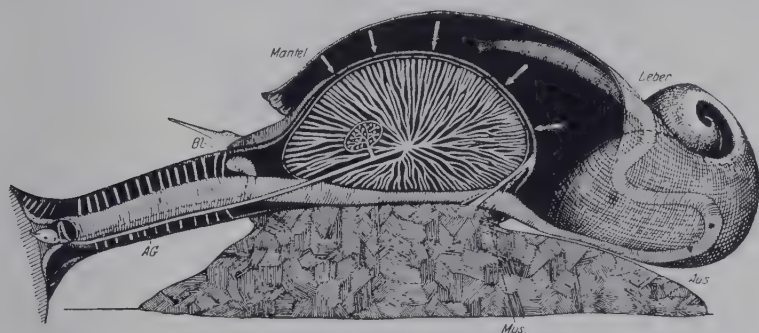


Abb. 52. *Dolium galea* L. Schematischer Längsschnitt, nach WEBER (1927), verkleinert, jetzt etwa halbe natürliche Größe. Die Schnecke hat sich mit ihrer Rüsselscheibe am Beutetier festgesogen, die Kiefer eingeschlagen und spritzt jetzt durch Kontraktion der die Buccaldrüsen umgebenden Muskulatur das Sekret (Schwefelsäure) unter starkem Druck aus, so daß das Gift durch die von den Kiefern geschlagene Wunde in das Beutetier eindringt. — Ag Ausführungsgang der Buccaldrüsen; Bl Blindsack am Oesophagus; Mus. Muskelbündel, die die Decke des Rüssels- und Buccaldrüsenraumes senken. Aus Ausführungsgänge der Mitteldarmdrüse.

Überhaupt noch nicht näher in ihrer Funktion untersucht sind die Giftstacheln der Pleurotomiden, Cancellariiden und Terebriden. Giftig ist nach den Beobachtungen von WÄCHTLER (1927) auch das Speicheldrüsensekret der Raublungenschnecke *Glandina*, die

anscheinend übrigens *Clausilia*-Schalen auf chemischem Wege durchbohren kann.

Ein Vergiftungsapparat von sehr verwickeltem Bau scheint (nach eigenen noch unveröffentlichten Untersuchungen) bei den *Scala*-Arten vorzuliegen und steht zweifellos in Zusammenhang mit der spezialistischen Ernährungsweise dieser eigenartigen Formen. —

Die Gewebe der überwältigten Beutetiere oder des aufgespürten Aases werden von den fleischfressenden Gastropoden in der Mehr-

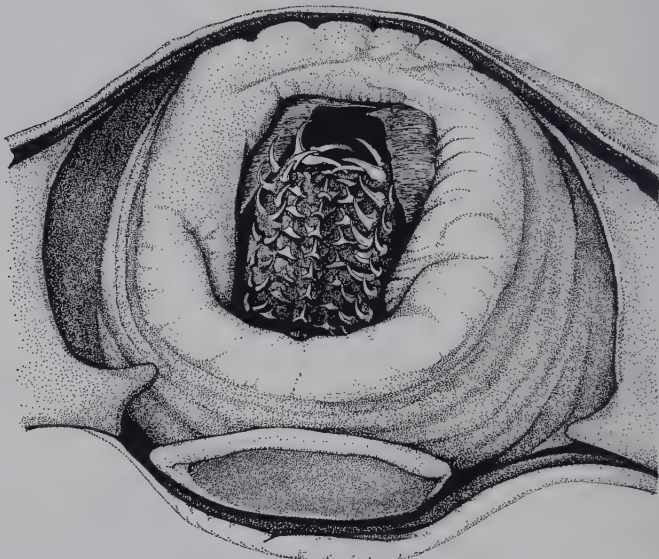


Abb. 53. *Natica millepunctata*, Rüssel mit Bohrdrüse (unten), Radula und Kiefern, beobachtet bei Reizung des Tieres mit einem Muschelfleischstückchen, außerhalb des Wassers. Der Rüssel wird oben bedeckt vom Mantel, unten vom Propodium, die beiden Kopftentakel stehen auf einer Hautfalte und sind hier so weit nach unten verlagert, daß sie rechts und links von der tellerförmigen Bohrdrüse zu liegen kommen. Auf der Radula sind die Zähne an der Knickkante gespreizt, dahinter nach innen umgelegt; über der Radula, zum Biß bereit, die mit Schneiden gegeneinander beweglichen Kiefer. Vergrößerung etwa 10fach. Nach ANKEL (1936).

zahl der Fälle wieder mit Hilfe der Radula aufgenommen — eine Außenverdauung und Aufnahme gelöster Nahrung wie bei Räubern anderer Tiergruppen ist, jedenfalls bisher, noch für keinen Gastropoden bekannt geworden. Die stofflichen Eigenschaften des Freßgutes, in dem Muskulatur den mechanisch festesten Anteil stellt, haben besondere Leistungen des Freßapparates zur Voraussetzung, denen bei verwandtschaftlich getrennten Gruppen auf verschiedenen Wegen entsprochen wird.

Unter vielen Formen, die oben als Weidegänger beschrieben wurden, kommen auch solche vor, die gelegentlich Fleisch-



nahrung aufnehmen. Vor allem gilt das für Arten mit Spreizzahn-Radula (z. B. *Amplexularia*, *Viviparus*) und mit Schabeblatt-Radula (z. B. *Limnaea*). Diese Instrumente zeigen also einen breiten Anwendungsbereich, wie das für die Spreizzahn-Radula oben bereits in anderem Zusammenhange betont wurde. Reine Fleischnahrung allerdings äußert sich wohl stets in deutlichen Differenzierungen des Freßapparates, die immer zugleich eine Spezialisierung bedeuten. Ein Beispiel, wie die Spreizzahn-Radula zu einem Gerät für reine Fleischfresser geformt werden kann, zeigen die Naticiden. Die säbelförmigen Randzähne werden an der Knickkante gespreizt (Abb. 53); bei der Rückkehr in die Ruhelage bohren sie sich in das Gewebe des Beutestückes ein, so tief und fest, daß bei weiterer Rückwärtsbewegung der Radula (»Hebung«) Stücke aus dem Freßgut herausgerissen werden müssen. Das Instrument ist so wirksam, daß eine (durch Zertrümmerung der Schale stark gereizte) *Natica* von dem hingehaltenen Finger Epidermisfetzen abzureißen vermag (G. CHR. HIRSCH 1915).

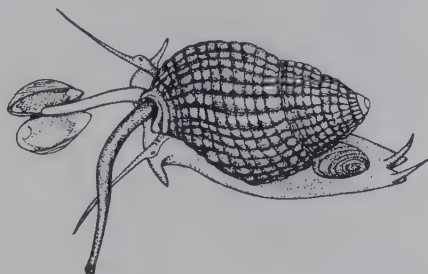


Abb. 54. *Nassa reticulata* (L.). Vollausstrecktes Tier, schräg von oben gesehen, mit dem weit ausgestreckten Rüssel in einer Muschel fressend. Nach ANKEL (1936). Vergrößerung etwa 2fach.

Bei den Naticiden wird dieser Vorgang unterstützt durch die Kiefer, die mit scharfen Schneiden scherenartig gegeneinander zu wirken vermögen (Abb. 53) und Stücke regelrecht abbeißen können, die die Radula ergriffen hat (ANKEL 1936).

Sieht man von der schneidenden Wirkung der Kiefer ab, die eine Besonderheit der Naticiden darstellt, so ist das wesentliche bei dem beschriebenen Freßvorgang, daß ziehende und reißende Kräfte auftreten. Ich habe deshalb schon früher (ANKEL 1936) vorgeschlagen, den von G. CHR. HIRSCH (1915) eingeführten Typus der »Kratzer« bei den Gastropoden in »Schaber« und in »Reißer« aufzuteilen, zumal man streng genommen eigentlich von keiner Radula sagen kann, daß sie »kratze«. Die Schaber sind so gut wie identisch mit den Weidegängern und vermögen von jeder Fläche zu fressen, auf der sie sitzen, oder die sie mit ihrer Mundöffnung erreichen können. Ihre Radula schabt, d. h. sie bearbeitet lediglich die Oberfläche des Freßgutes, ohne daran zu ziehen oder zu reißen. Die Radula der Reißer hingegen dringt in das Freß-

gut ein und verankert sich darin; die so erfaßten Teile der Nahrungsmasse müssen herausgezerrt, herausgerissen werden. Kein Reißer ist imstande, aus einem lose und beweglich vor ihm liegenden Beutestück Nahrung zu entnehmen; die Abb. 54 ist insofern also nicht ganz korrekt oder jedenfalls wäre die *Nassa* nicht imstande, aus der lose liegenden Muschel festere Bestandteile, wie etwa die Muskulatur, zu entfernen! Reißer müssen ihre Beute mit dem Fuße festhalten (Abb. 55) oder sich mit Hilfe des Fußes dagegenstemmen, damit die ziehende Wirkung der Radula im Beutestück selbst zur Auswirkung kommen kann.



Abb. 55. *Buccinum undatum* L., einen Fisch mit dem Fuß umklammernd, um ihn zu fressen. Nach MEHRT.

Der Typus der Reißer ist besonders beispielhaft in einer großen und systematisch geschlossenen Prosobranchiergruppe, bei den sog. »Rhachiglossen« entwickelt. Das wirksame Instrument ist hier eine Radula ganz eigener Konstruktion, die bei allen Arten mit bemerkenswerter Gleichartigkeit wiederkehrt (vgl. z. B. Abb. 56 und 57!). Die artspezifischen Abwandlungen ändern nirgends etwas Entscheidendes am Prinzip des mechanischen Vorganges. Die Darstellung eines

Beispielles, wie etwa das der uns vertrauten Wellhornschnecke, *Buccinum undatum*, kann daher für alle genügen.

In allen älteren Untersuchungen über die Radula-Bewegung wird erörtert, ob der Freßapparat über die Unterlage des Radulaknorpels hin- und hergleite »like a band over a pulley«, wie ein Band über eine Rolle — eine Auffassung, die als Erster wohl HUXLEY (1853) vertreten hat — oder ob sie, mit ihrer stützenden Unterlage fest verbunden, allein durch die Bewegung des Knorpels passiv bewegt werde; GEDDES, ein Schüler von HUXLEY, hat die zweite Ansicht verfochten (1879), die der seines Lehrers gerade entgegengesetzt war.

Nach unseren heute vorliegenden Kenntnissen ist es selbstverständlich, daß die mechanischen Grundlagen der Radulätätigkeit gar nicht auf eine so einfache und schon gar nicht auf eine für alle Arten gültige Formel gebracht werden können — sie müssen für jeden der hier gekennzeichneten Radulatypen, ja oft für jede einzelne Art, gesondert beurteilt werden. Es zeigt sich dann,

daß beide Prinzipien rein und auch in verschiedener Mischung zur Geltung kommen können.

Ein fast reines »band over a pulley«-Verhalten zeigen die Rhachiglossen. Es ist das Verdienst von HERRICK (1906) an *Sycotypus*, einer durch ihre Größe besonders geeigneten Form, den Nachweis erbracht zu haben, daß die Basalmembran lose

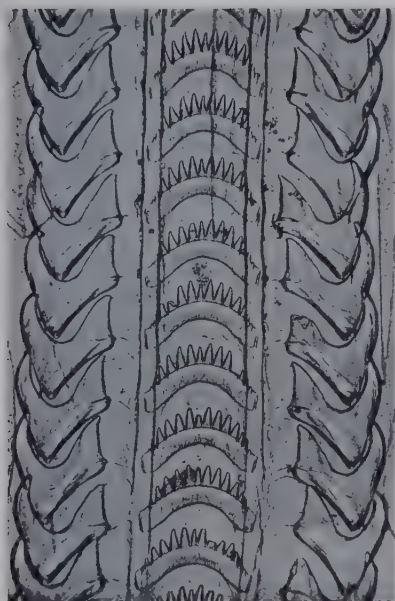


Abb. 56. *Nassa mutabilis* (L.). Radula von der Fläche. Vergrößerung 60fach. Arbeitsrichtung: nach oben.



Abb. 57. *Neptunea antiqua* (L.). Radula von der Fläche. Leica-Mikroaufnahme. Vergrößerung 36fach. Arbeitsrichtung: nach oben.

über der Spitze des Radulaknorpels liegt, bei der Freßtätigkeit also frei über dieser Unterlage hin- und hergezogen werden kann. Es ist ein Leichtes, an einem Längsschnitt durch einen ausgestülpten Rüssel von *Buccinum* oder *Nassa* sich davon zu überzeugen, daß die Dinge auch bei anderen Rhachiglossen ebenso liegen.

Damit ist eine mechanische Grundlage der „Reißzahn“-Radula der Rhachiglossen gegeben. Die zweite ist in der Form des Radula-Knorpels zu suchen, der die Unterlage bildet. Während er auf der Unterseite breit-flächenförmig, an der nach vorne freistehenden Spitze gleichmäßig abgerundet ist, bildet er auf der Oberseite eine tiefe Rinne, in die die Radula bei der »Hebung«

hineingezwungen wird, sobald sie die Spitze der Zunge passiert hat. Auf der Unterseite liegt also die Radula flach ausgebreitet, auf der Oberseite ist sie so tief der Länge nach eingefaltet, daß die beiden gegenüberliegenden Seiten sich fast berühren (Abb. 59).

Der Übergang zwischen flacher Ausbreitung und tiefer Einfaltung spielt sich auf kürzester Strecke an der Spitze des Radula-

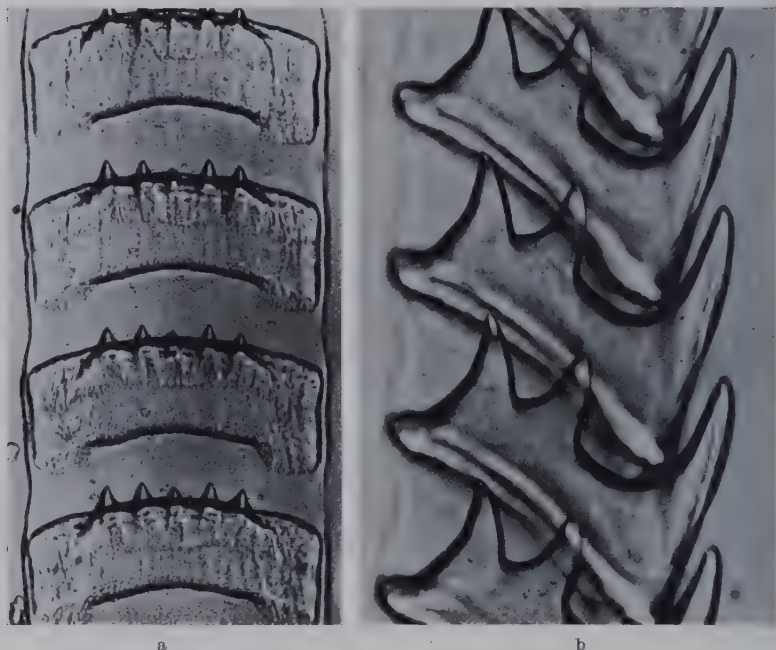


Abb. 58. *Neptunea antiqua* (L.). a) Mittelzahn; b) Seitenzahn der Radula; beachte die gebogene Fußleiste! Leica-Mikroaufnahme. Vergrößerung etwa 100fach.

Knorpels ab. Es versteht sich, daß hier Verschiebungen in den Spannungsverhältnissen der Basalmembran eintreten müssen. Eine Knickkante wie bei der Spreizzahn-Radula wird infolge der gleichmäßigen Abrundung des vorderen Knorpelendes nicht gebildet. Dennoch kommt es auch hier zu gesetzmäßigen Zahnbewegungen: mit Annäherung an die Spitze der Zunge richten sich die Seitenzähne der Radula, die bisher der Basalmembran flach anlagen, auf und stehen senkrecht auf (der Tangente zu) ihrer Unterlage, sobald die Krümmung ihrer Fußleiste (vgl. Abb. 58b) genau der Durchbiegung entspricht, die hier der unterliegende Knorpel der Basalmembran vorschreibt. Damit wird der funktionelle Sinn klar, den die gebogene Fußleiste der Seitenzähne (vgl. Abb. 56, 57 u. 58b) hat.



In ihrer Stellung an der Spitze der Zunge haben die Seitenzähne den weitesten Abstand voneinander (schwarze Zähne, Abb. 59). Ihre drohend gebogenen, dolchartigen äußeren Zacken und die anschließenden kleineren Fortsätze weisen bei gegenüberliegenden Zähnen aufeinander zu. Würden die Zähne in der Stellung, die sie jetzt einnehmen, weiter nach oben und hinten gezogen, dann wäre nicht denkbar, wie sie irgendeine Leistung vollbringen könnten. Tatsächlich werden sie aber infolge der Einfaltung der Basalmembran auf der Oberseite der Zunge um 90° geschwenkt, so daß nunmehr die Dolche wirksam werden. Von beiden Seiten nähern sie sich jetzt und schlagen in ein vor der Zungenspitze befindliches Freßgut hinein (Abb. 59a). Bei der natürlichen Tätigkeit der Radula verläuft diese Bewegung auf dem sehr kurzen Wege (2 Zahnabstände) so schnell, daß sie einem raschen, in das Opfer von zwei Seiten eindringenden Biß gleichkommt.

Die Mittelzähne (Abb. 58a) vollführen bei diesem ganzen Vorgang keine eigentlichen Bewegungen. An der Spitze der Zunge werden ihre Zacken für einen kurzen Augenblick freigestellt (Abb. 59), um dann wieder nach oben-hinten umzuklappen. Die Mittelzähne sind lediglich mit Spitzen versehene Schieber, denen die Aufgabe zukommt, die ergriffenen Nahrungsbrocken in der dorsalen Rinne der Zunge nach rückwärts zu bringen. In der Rinne selbst wirken die dort wieder flach der Basalmembran aufliegenden Seitenzähne (Abb. 59b) im selben Sinne.

Eine gute Schilderung des Radula-Mechanismus bei *Buccinum* hat BROCK (1936) gegeben. BROCK hat ferner beschrieben, daß *Buccinum* Nahrung, die ihm geschmacklich nicht zusagt, wieder ausstoßen kann. Dabei sollen Bildungen eine Rolle spielen, die an der Zahnbasis der Seitenzähne, der Radulamitte zugewandt, liegen, und die BROCK als »Abwehrhöcker« bezeichnet (es handelt sich um die etwas vorgekragten Ecken der Fußleiste): »Bei Annäherung der Ränder des kehl-eisenförmigen Zungenknorpels während des Zurückgleitens der Radula auf der ventralen Seite (also bei »Senkung« A), werden diese Höcker emporgehoben, drücken den unbrauchbaren Bissen gegen das Dach des Pharyngostoms und schieben ihn nach außen«. Die Zwangsläufigkeit des Radulamechanismus wäre durch eine solche Einrichtung aufgelockert. Eine eingehende Kenntnis des mechanischen Ablaufes der Abwehrbewegung wäre erwünscht.

Wie OSWALD (1894) zuerst gezeigt hat, haben alle Stenoglossen einen »pleurembolischen« Rüssel: ein Rohr geringeren Durchmessers, der eigentliche Rüssel mit dem Radula-Apparat, kann in einem Rohr größeren Durchmessers, der Rüsselscheide, vor- und zurückgeschoben werden. Die Vorstreckbarkeit ist er-

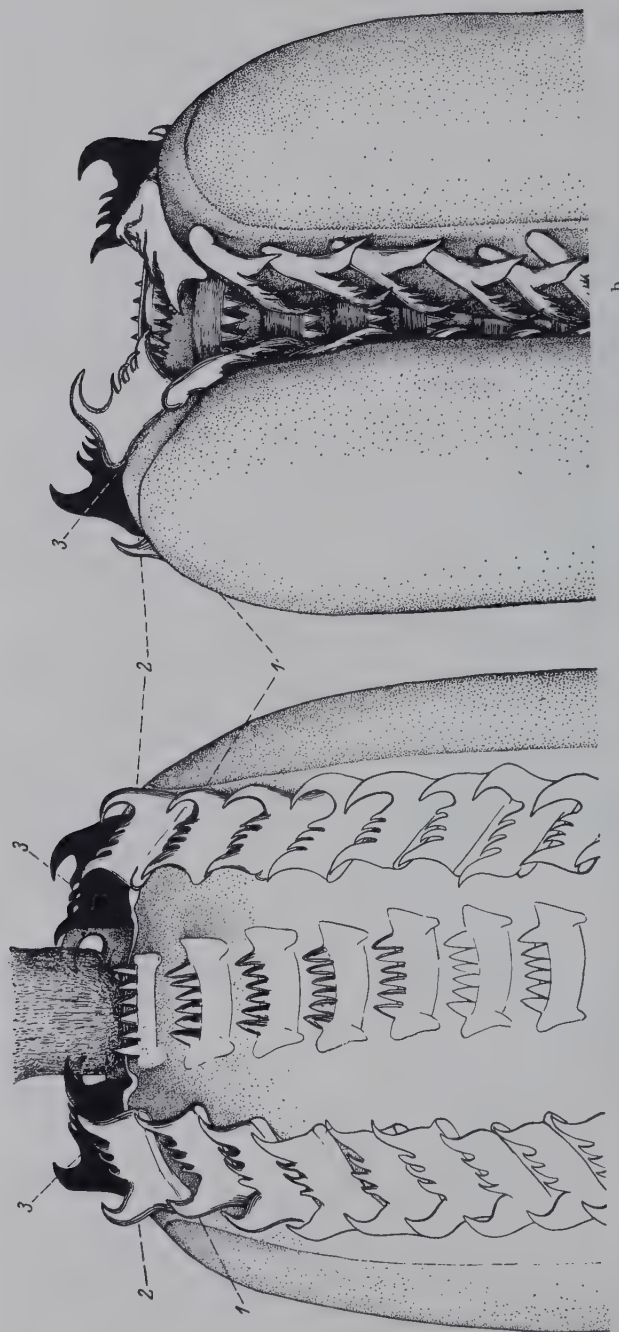


Abb. 59. *Buccinum undatum* L. Spitze der Zunge freigelegt, von ventral (a) und von dorsal (b) gesehen. Halbschematisch. Vergrößerung etwa 45fach. Auf der Ventralseite des Zungenknorpels (a) ist die Radula flach ausgebreitet. An der Zungenspitze (oben) werden die Zähne freigestellt und dann innerhalb von zwei Zahnabständen (1-3) infolge der rinnenförmigen Einsenkung des Radulaknorpels auf der Dorsalseite (b) und der entsprechenden Einfaltung der Basalmembran um 90° (vgl. die Verlängerungslinien der Fußleisten von 1-3!) gekippt. Dadurch erfolgt der Biß in das Freßgut. (a), über der Mitte der Zungenspitze, fein scharf, in (b) fortgelassen! Die schwarz gehaltenen Zähne 2 entsprechen sich in (a) und (b), die Zähne 3 sind in (b) aus Gründen der Deutlichkeit nicht, wie in (a), punktiert. Die scharfgezeichneten Linien 1-3 kennzeichnen gleichzeitig die Ebenen der Fußleisten der jeweiligen Zähne.

hebt (vgl. auch Abb. 54) und gestattet z. B. einer *Nucella*, durch das von ihr hergestellte, sehr enge Bohrloch einen *Mytilus* in einem Umkreis von etwa 2 cm um das Bohrloch herum leer zu fressen (nach eigenen Beobachtungen).

Es liegt in der Natur des Freßvorganges der Reißer, daß der Freßapparat dem Darmkanal Nahrungsteile von begrenzter und innerhalb gewisser Grenzen gleicher Größe übergibt, »Bissen«, die alsbald einer raschen chemischen Bearbeitung in den anschließenden Darmabschnitten zugeführt werden können. Im Gegensatz dazu liefern »Schlinger« völlig unzerteilte Nahrung an, wodurch ganz andere Aufgaben für den Darmkanal und seine Leistungen entstehen. Der Typus der Schlinger ist bei den Gastropoden in mehreren, gut gekennzeichneten Formen entwickelt; wie die Freßapparate der Aufgabe entsprechen, große Beutestücke unzerteilt aufzunehmen, soll im folgenden an einigen Beispielen besprochen werden.

Die Ptenoglossen (»Federzüngler«) sind ihrer eigenartigen Radula wegen schon seit langem systematisch als besondere Gruppe der Prosobranchier behandelt worden, obwohl conchyliologisch so unähnliche Formen wie die *Janthina*- und die *Scala*-Arten dadurch vereinigt wurden. Tatsächlich entspricht der Ähnlichkeit ihres Freßapparates auch ein in beiden Gattungen sehr ähnliches ernährungsphysiologisches Verhalten. Beide sind in erster Linie Coelenteratenfresser und verschlingen ihre umfangreiche Beute (*Janthina*: ganze Velellen) mit Hilfe einer eigenartigen »Greifbacken«-Radula.

Die Radulastütze besteht bei den Ptenoglossen aus zwei großen, kissenförmig vorgewölbten Knorpeln, die durch eine tiefe, mit der Öffnung in der Mundhöhle nach vorne weisende Rinne getrennt sind (Abb. 61). Sehr zahlreiche, fast gleichförmig gestaltete, schlanke und an der Spitze leicht gebogene Zähne sind auf der Oberfläche der beiden Knorpelhälften verteilt; sie stehen in dichten regelmäßigen Zeilen (Abb. 60), so daß bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge der Eindruck eines feinen Pelzes oder einer »Befiederung« (»Pteno«-glossen!) entstehen kann. Die Anordnung der Zähne ist spiegelbildlich auf den beiden einander gegenüberliegenden Knorpelhälften, alle Zähne weisen mit ihren scharfen und gebogenen Spitzen nach oben, bzw. nach hinten, in der Um-

gebung der Rinne weisen die Zahnsitzen in diese Vertiefung zwischen den beiden Backen hinein (Abb. 61).

Die Wirkungsweise der Zähne ist bestimmt durch die Art ihrer Befestigung auf der Basalmembran. Jeder Zahn hat in der Ebene seiner Biegung (und Abflachung) eine schmale Fußleiste, in deren Verlauf er vermittels einer Zwischensubstanz beweglich mit der Basalmembran verbunden ist. Um eine Achse, die in der Basis der Fußleiste gedacht werden muß, kann der



Abb. 60. *Janthina bicolor* Menke. Ausschnitt aus dem Zahnfeld einer Radulabacke Dunkelfeld. Vergrößerung etwa 60fach.

Zahn nach rechts oder links geschwenkt, ja völlig nach den Seiten umgelegt werden, so daß er der Basalmembran bzw. seinen ebenfalls umgelegten Nachbarzähnen aufliegt. Die Schwenkrichtung eines Zahnes verläuft also senkrecht zur Wirkungsrichtung seiner gebogenen Spitze.

Für einen Körper, der zwischen die beiden Backen dieser Radula gerät, hat diese begrenzte Schwenkbarkeit der Radulazähne eine einsinnige Bedeutung: er kann nur nach hinten bewegt werden und gleitet dabei über die nach rückwärts ge-



bogenen Zahnsitzen hinweg oder legt die Zähne um; Bewegung im entgegengesetzten Sinne findet sofort ein Ende an den von allen Seiten entgegenstehenden Spitzen.

Beim natürlichen Freßvorgang wird die Radula durch Ausstülpungen gegen die Beute bewegt. Die beiden Backen der Radula spreizen sich auseinander, nehmen die Beute zwischen sich und greifen dann zu. Der Zwangsmechanismus der Zähne gestattet kein Entrinnen, die Hin- und Herbewegung des ganzen Apparates im Schlundkopf fördert die Beute nach hinten, die hier ebenso wenig entweichen kann, wie ein Beutetier im Maul einer Schlange.

Die geschilderte Funktion der Greifbacken-Radula der Ptenoglossen ist aus den anatomischen Befunden und aus Beobachtungen an überlebenden Schlundköpfen (*Scala*) erschlossen worden. Sie würde sich bei Beobachtung des natürlichen Freßvorganges zweifellos noch ergänzen lassen. Vor allem ist anzunehmen, daß die Zahnbewegungen nicht nur rein passiv sind, sondern durch Spannungsänderung in der Basalmembran, hervorgerufen durch eine unter der Basalmembran liegende Muskelschicht, noch vom Tiere gelenkt werden können.

Es ist besonders bemerkenswert, daß innerhalb der Gastropoden in einer verwandtschaftlich den Ptenoglossen zweifellos fernstehenden Gruppe das gleiche mechanische Prinzip ein zweites Mal Anwendung gefunden hat: Auch die Raublungenschnecken (Testacelliden) haben eine Greifbacken-Radula. Schon SIMROTH (1896) hat auf diese auffällige Konvergenz hingewiesen. Auch bei den Testacelliden findet sich die Aufteilung des ganzen Zungenapparates in zwei kissenförmig vorgewölbte, durch eine tiefe Rinne getrennte Hälften, auch hier ein Besatz von zahlreichen gleichartigen Zähnen, die zu regelmäßigen Zeilen angeordnet sind (Abb. 62). Selbst Form, Befestigung und damit Wirkungsweise der Zähne sind die gleichen wie bei den Ptenoglossen: die Zähne sind spitz, schlank und schwach gebogen, die Art ihrer Befestigung



Abb. 61. *Jantlina bicolor* Menke. Die beiden Backen der Radula in Ruhelage. Utoprak, Tauchansatz. Vergrößerung etwa 50fach.

auf der Basalmembran mit zwei weit auseinander und in der Ebene der Abflachung des Zahnes liegenden Fußpunkten (Abb. 63,<sub>6</sub>) gestattet auch hier nur ein seitliches Umklappen der Zähne, verhindert dagegen ein Ausweichen, wenn der Zahn in der Wirkungsrichtung seiner Spitze beansprucht wird. In manchen Abschnitten des Zahnfeldes ist die Wirkung der Zahnspitze durch einen dort ausgebildeten Widerhaken (vgl. Abb. 63,<sub>6</sub>!) sogar noch erhöht.

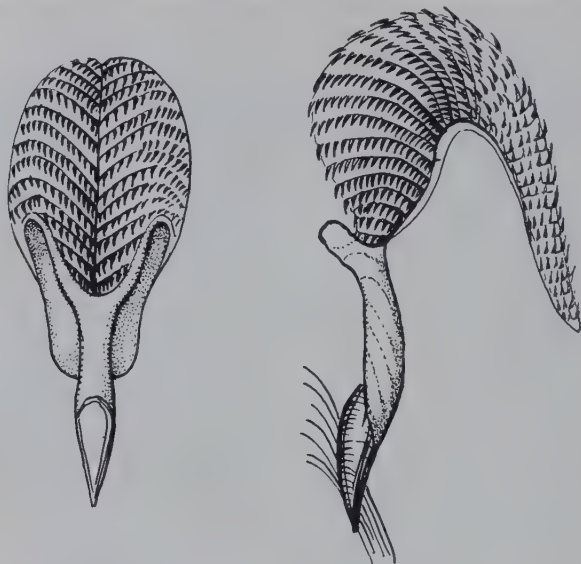


Abb. 62. *Testacella haliotidea* Drap. Radula von oben (a) und von der Seite (b). Schematisiert nach der Zeichnung von H. DE LACAZE-DUTHIER (1887). Vergrößerung 3-4fach.

Im Gegensatz zu den Ptenoglossen ist der Freßvorgang bei den Testacellen, die anatomisch seit der klassischen Monographie von LACAZE-DUTHIER (1887) gut bekannt sind, schon in allen Phasen beobachtet worden. WEBB (1893) hat in vortrefflichen Abbildungen gezeigt, wie eine *Testacella scutulum* unter Zusammenziehung ihres ganzen Körpers den Radula-Apparat ausstülpt (Abb. 63,<sub>2,3</sub>) und damit einen Regenwurm ergreift (Abb. 63,<sub>4</sub>); das so gefaßte Beutetier ist nicht mehr imstande zu entrinnen. Durch rhythmisches Vorstoßen der Greifbacken-Radula wird der Wurm nach hinten geschoben, wobei die Peristaltik des sich wieder ausstreckenden Vorderendes helfend wirksam ist (Abb. 63,<sub>5</sub>).

Wie bei allen Schlingern, sind auch bei den Testacellen die Darmsäfte von rascher und gründlicher Wirksamkeit: SIMROTH (1902) hat eine sehr lehrreiche Abbildung gegeben, die zeigt, daß

der mittlere Abschnitt eines von der Körpermitte her verschlungenen Regenwurmes schon fast völlig aufgelöst ist, wenn seine beiden freien Enden noch nicht einmal verschlungen sind.

Haben so die Ptenoglossen und die Testacellen ein hochspezialisiertes Instrument in ihrer Greifbackenradula, das sie befähigt, ihre Beutetiere unzerteilt zu verschlingen, zeigen dagegen

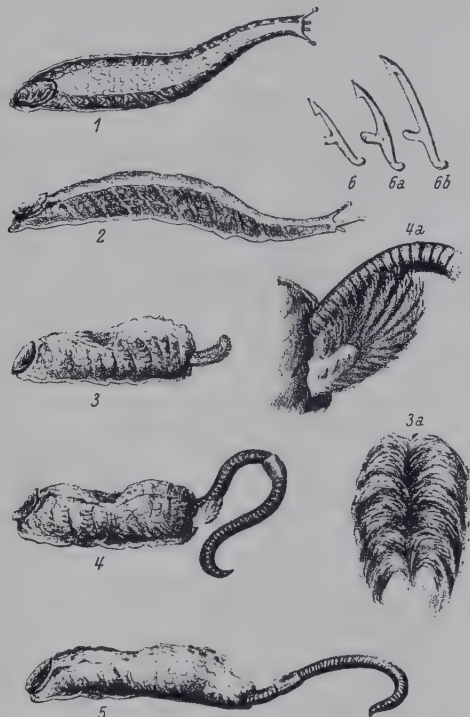


Abb. 63. *Testacella scutulum*.  
Nach WEBB (1893). 1. Tier aus-  
gestreckt von oben gesehen;  
2. Dasselbe, von der rechten  
Seite gesehen; 3. Das Tier zu-  
sammengesogen, mit vorgestoe-  
bener Radula. 3a. Aufblick auf die  
Radula von oben, vergrößert.  
4. Tier zusammengesogen, mit  
einem von der Radula ergriffenen  
Regenwurm. 4a. Radula dieses  
Tieres vergrößert. 5. Tier im  
Begriffe, den Regenwurm unter  
gleichzeitiger Streckung zu ver-  
schlingen. 6. Zahn von der Seite  
der Radula. 6a. Zahn von einer  
der Mitte genäherten und 6b der  
Mitte nahen Stelle der Radula.  
1., 2., 3., 4., 5. etwas verkleinert,  
3a. und 4a. maßig; 6., 6a.,  
6b. stärker vergrößert. Tafelge-  
gen das Original im ganzen auf  
etwa zwei Drittel verkleinert.

die Heteropoden, daß das Konstruktionsprinzip der Spreiz-  
zahn-Radula auch für die Ansprüche von Schlingern ausbau-  
fähig ist. Ansätze dazu sahen wir schon bei den Naticiden (vgl.  
S. 275). BUCHMANN (1924), der nach den älteren Untersuchern sich  
zuletzt mit den Heteropoden beschäftigt hat, konnte zeigen, daß  
hier die äußeren und die inneren Randzähne sich an der Knick-  
kante weit nach außen spreizen, um sich hinter der Knickkante  
rasch wieder zusammenzulegen. Dabei schlagen die säbelförmigen  
Zähne sich tief in die Beute ein und nehmen sie im weiteren Verlauf  
der Radula-Bewegung mit nach hinten in Richtung auf den  
Schlund. Ein Zurückrutschen der Beute wird durch eine besondere  
Einrichtung verhindert: Auf der cuticularen Auskleidung der

Mundhöhle stehen dorsal spitze, nach rückwärts gerichtete Zähne, die BUCHMANN als »Palatinzähne« bezeichnet hat.

Nach Beobachtungen, die COHNHEIM (1912) veröffentlicht hat, werden die Heteropoden durch Berührungsreize veranlaßt, ihren Schlundkopf auszustülpen.

In allen bisher gekennzeichneten Fällen, in denen Gastropoden als »Schlinger« fressen, wird die Rolle der zugreifenden, festhalten- den und nach hinten transportierenden Radula ergänzt durch die peristaltische Muskulararbeit der Röhre, in der sie gelegen ist. Bei

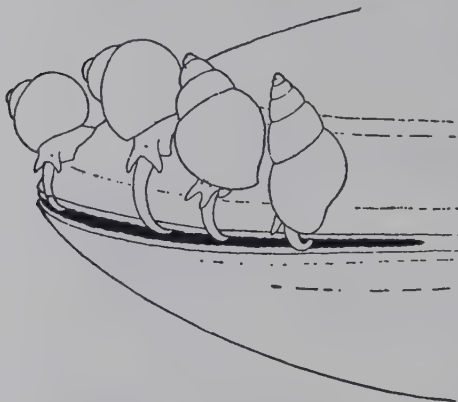


Abb. 64. *Brachystomia rissoides* (Hanley).  
4 Tiere am hinteren Ende einer  
Miesmuschel parasitierend. Nach PELSENER,  
aus ANKEL (1936). Vergrößerung 6fach.

den Coniden leisten Rüssel und Rüsselscheide diese Arbeiten allein ohne jedes andere mechanische Hilfsmittel. ALPERS (1931) hat diesen Schlingvorgang beobachtet und beschrieben. Voraussetzung ist allerdings dabei wohl, daß es sich um eine Beute handelt, die selbst keinerlei Gegenwirkung leistet. Die Freßtätigkeit der »Muskelschlauchschlinger«, wie man die Coniden auch nennen könnte, steht also in deutlichem Zusammen-

menhang damit, daß sie ihre Beutetiere mit Hilfe ihrer Giftzähne vorher zu lähmen vermögen.

Als letzte ernährungsphysiologische Gruppe bleibt die der Parasiten zu besprechen. Sie wird innerhalb der Gastropoden fast ausschließlich von Prosobranchiern bestritten<sup>7</sup>, dort aber in einer Mannigfaltigkeit der Abwandlungen, die einzigartig ist. Wollten wir uns einen stammesgeschichtlichen Ablauf vorstellen, der schrittweise von einem Prosobranchier typischen Baues zu dem formlosen Gebilde eines *Enteroxenos* führt, der in der Leibeshöhle von *Stichopus* lebt, dann fänden wir die wichtigsten Stationen auf diesem gedachten Wege fast alle durch heute lebende Formen verwirklicht. In der Linie einer solchen Veränderung liegt der Übergang von völliger Freizügigkeit zu mehr oder minder großer Seßhaftigkeit, erfolgt der Schritt von der Oberfläche des Wirtes

<sup>7</sup> *Otenosculum hawaiiense* HEATH (HEATH, 1910) ist sicher ein Gastropode, bemerkenswert unter allen bekannten Parasiten durch seinen bilateralen Bau, doch ist es bis heute nicht möglich, die Form im System sicher einzuordnen.



unter diese, schließt sich ein Eindringen in die Tiefe des Wirtskörpers an, das erst in den innersten Körperhöhlen zu Ende, im Sinne eines konsequenten Parasitismus »am Ziele« ist. Im groben genommen läuft diesem Weg eine Dedifferenzierung des Prosobranchierkörpers parallel: Das Operculum verschwindet, die Schale wird dünn (Abb. 66), den meisten Entoparasiten fehlt sie ganz, Bewegungsorgane, Sinnesorgane, Nervensystem erfahren Rückbildungen. Daß es aber mit bloßer Vereinfachung nicht geschehen ist, zeigt am deutlichsten der Ernährungsapparat: Schon die meisten Ektoparasiten, vertreten vor allem durch die Pyramidelliden und Melanelliden (Eulimiden) ermangeln der Radula. Damit wird eine neue Form der Ernährung notwendig, die auf die Aufnahme flüssiger Nahrung beschränkt ist. Alle diese Formen sind also »Sauger«. Unsere Kenntnisse über die morphologisch-funktionellen Grundlagen dieser Art von Nahrungsaufnahme sind noch sehr gering. Wenn PELSENER (1913) beschreibt, wie mehrere Exemplare von *Brachystomia rissoides* am Hinterende einer Miesmuschel parasitieren (Abb. 64), so ist noch unbekannt, ob die Tiere mit ihren an den Mantelrand des Schaltieres herangebogenen Rüssel dort nur die Oberfläche abpipettieren, oder ob sie durch Enzymwirkung das Wirtsgewebe verflüssigen und dann saugend aufnehmen. Auffallend ist jedenfalls eine enorme Entwicklung der paarigen »Speicheldrüsen«, über die ich früher einmal kurz berichtet habe (ANKEL 1936, S. 215) und die als Spezialisierung für den gegebenen Fall angesehen werden muß. Ebenso sind die Pumpeinrichtungen zu bewerten, die bei allen Saugern ausgebildet sind und die entsprechenden korrelativen Veränderungen im ganzen übrigen Darmkanal, einschließlich der Vorgänge bei der Spaltung und Resorption der aufgenommenen Nahrung.

Untrennbar von den Fragen der Ernährung des Parasiten sind die nach seiner Einpassung in die gegebene Umwelt seines Wirtes. Wenn wir den Befall eines Tieres mit einem Parasiten uns als zeitlich-räumliches Geschehen vorstellen, dann ist der handelnde Teil in erster Linie und meist ausschließlich der Parasit; soweit wir beurteilen können, bleibt die Umwelt des Wirtes wie sie war, der Parasit aber muß daran nach den Lücken suchen, in die er hineinpaßt. Wenn *Brachystomia ambigua* (MATON & RACKETT) nach alten, von mir bestätigten Beobachtungen von JEFFREYS (vgl. ANKEL 1938) mit Vorliebe auf dem vorderen rechten Öhrchen von *Chlamys opercularis* sitzt (Abb. 65), dann ist das zunächst eine räumliche Einordnung, bedingt durch den Umstand, daß hier der

einzigste Zugang zum Weichkörper offen bleibt, auch wenn die Muschel die Schalen fest geschlossen hat. In die handelnd beherrschte Umwelt von *Chlamys* ist damit die Schnecke noch nicht eingedrungen, denn es liegt nicht im Vermögen der Muschel, diese Öffnung gegen Eindringlinge zu schützen. Anders im Falle von *Brachystomia rissoides*: Die sonst gegen Berührungsreize so empfindliche Miesmuschel duldet die Pumpschläuche der Parasiten, ohne ihre Schalen abwehrend zu schließen (Abb. 64). *Brachystomia*

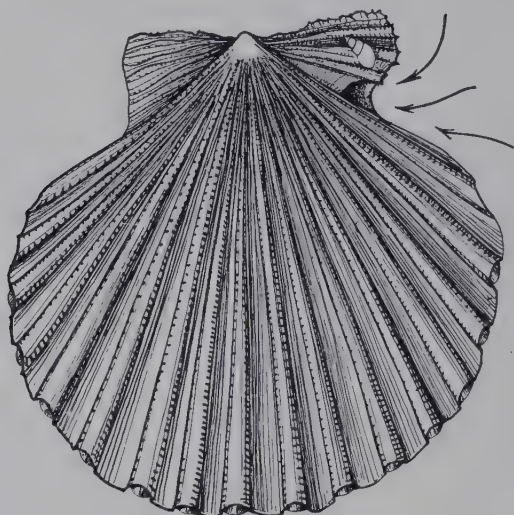


Abb. 65. *Brachystomia ambigua* (Maton & Rackett) auf *Chlamys opercularis* (L.).  
Vergrößerung 1,5fach; nach ANKEL (1938).

*rissoides* muß also hier eine Lücke im Reflexhaushalt der Muschel gefunden haben, in die hinein ihr Ernährungsbestreben auf das genaueste paßt.

Es bedarf nur des Hinweises, daß eine Einpassung wie die von *Pelseneeria stylifera* in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Abb. 66) sehr viel verwickeltere Beziehungen zwischen Wirt und Parasiten zur Voraussetzung hat: Die Schnecke lebt inmitten des gegen Eindringlinge von außen her sonst so kampfbereiten Gewirres von Stacheln und Pedicellarien, ernährt sich durch enzymatische Auflösung des Epithels und legt ringsum ihre Eibehälter ab, in denen die Jungtiere den größten Teil ihrer Entwicklung durchlaufen (Abb. 66). Das Ineinanderpassen von Parasit und Wirt ist in solchen Fällen so eng und einmalig, daß verständlich wird, warum solche Parasiten an bestimmte Arten gebunden sind — schon bei

entfernteren Verwandten würden »Schlüssel und Schloß« nicht mehr ineinander passen.

Parasiten, die »auf dem Wege« von der Oberfläche zu den Binnenräumen des Wirtes sind, bedürfen gerade als Grenzflächenbewohner auch zusätzlicher Bildungen. Dazu gehört der »Scheinmantel« von *Pelseneeria* und vieler anderer Formen, der in seiner

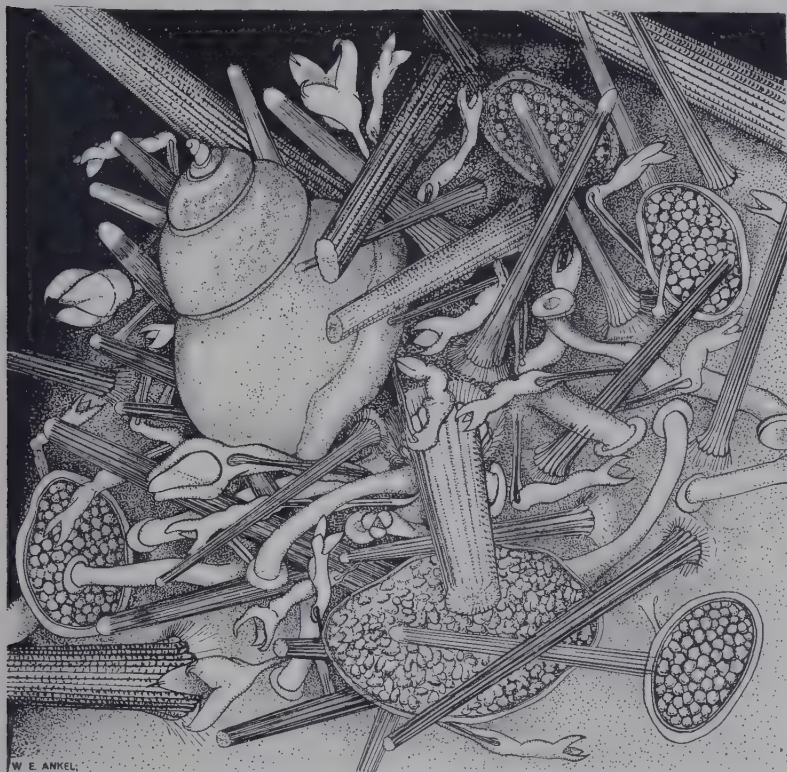


Abb. 66. *Pelseneeria stylifera* (Turton) auf *Strongylocentrotus droebachiensis*.  
Nach ANKEL (1938). Vergrößerung etwa 10fach.

funktionellen Bedeutung noch nicht geklärt ist, dazu gehören ferner Haftscheiben, die als Derivate des Kopfes, z. B. bei *Thyca crystallina* (GOULD) (Abb. 67) und bei verwandten Formen sich finden, schließlich umfangreiche, in das Gewebe des Wirtes tief einsenkbare Rüssel, die in manchen Fällen (z. B. *Thyca crystallina*, Abb. 67), große Bluträume als Schwellvorrichtungen aufweisen können. Bei Arten mit tief eingesenkten Rüsseln sind entweder die »Speichel«drüsen enorm entwickelt (*Thyca crystallina*, vgl.

Abb. 67) oder sie fehlen ganz (*Eulima equestris* KOEHLER und VANEY), was auch mit Verschiedenheiten der Ernährungsweise zusammenhängen muß. (Gewebelösung durch den Parasiten oder Aufnahme vorhandener Gewebsflüssigkeit.) Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß *Eulima equestris* nach den Beobachtungen von KOEHLER und VANEY ihren Rüssel stets unmittelbar an die Gonade des Wirtes heranzuführt.

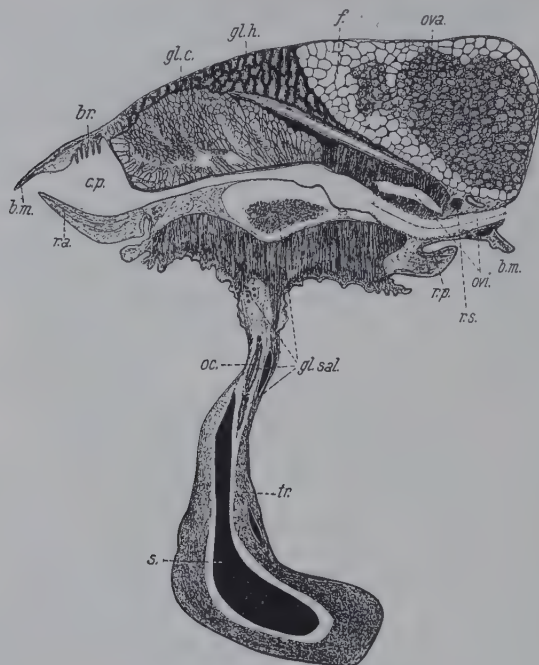


Abb. 67. *Tyca crystallina* (Gould). ♀, Längsschnitt, nach ADAM (1934); b.m. Mantelrand; b.r. Kiemen; c.p. Mantelhöhle; gl.c. Niere; gl.h. Eiweißdrüse; f. Mitteldarmdrüse; ova. Eierstock; ovi. Eileiter; r.s. Samenbehälter; r.p. hinterer; r.a. vorderer Fußrand; gl.sal. Speicheldrüsen; oe. Oesophagus; fr. Rüssel; s. Blutsinus.  
Vergrößerung etwa 10fach.

Sofern die mit dem Parasitismus zusammenhängenden Vereinfachungen des Körperbaues noch nicht sehr weitgehend sind, lassen sich die bisher bekannten Formen ohne Schwierigkeit zu verschiedenen Prosobranchierfamilien in Beziehung setzen und machen so den zweifellos polyphyletischen Ursprung der Parasiten deutlich. Gleiche Aufgaben führen dann zu bemerkenswerten Konvergenzen, z. B. den Scheinmantelbildungen.

Außer dem Eindringen vom Integument her ist mindestens noch ein zweiter Weg beschritten worden, um ins Innere des Wirtes



zu gelangen: der durch den Darmkanal. Die *Eulimidae* zeigen sogar innerhalb einer gut charakterisierten Familie beide Formen des Vorgehens nebeneinander. Als Beispiele: *Eulima equestris* (KOEHLER & VANEY, 1912) lebt mit tief eingesenktem Rüssel auf der Oberfläche von *Stellaster equestris*, *Eulima distorta* nach ROSÉN im Inneren von *Holothuria intestinalis*; der Entoparasit weist bemerkenswerterweise geringere Veränderungen auf als der Ekto-parasit; beiden fehlt die Radula, *Eulima equestris* ermangelt aber außerdem der Speicheldrüsen! Und wenn kein Bestimmungs-irrtum vorliegt, dann kommt *Eulima distorta* außer im Inneren von Seewalzen auch frei auf Sand und auf Spongien vor (JEFFREYS), ebenso wie andere radulalose *Eulima*-Arten (z. B. *Eulima alba* und *Eulima intermedia*), die bisher überhaupt nur freilebend bekannt geworden sind (vgl. ANKEL 1936). Es verdient besondere Beachtung, daß demnach das Fehlen der Radula keineswegs erst als Folge parasitärer Lebensweise auftreten muß!

Es kann angenommen werden, daß zu saugender Ernährung überall in den Fällen ergänzend eine parenterale Nahrungsaufnahme hinzutritt, in denen Rüsselbildungen erheblichen Umfangs tief in den Wirt eingesenkt werden und an entsprechend großen Oberflächen mit dem Wirtsgewebe in Berührung stehen. Auch in einer solchen Verschiebung der Ernährungsform könnte das Verschwinden der »Speichel«drüsen begründet sein, das z. B. bei *Eulima equestris* so auffallend ist.

Eindeutig und einseitig auf parenteralem Wege leben die fast formlosen Innenparasiten, von denen *Entoconcha* und *Enteroxenos* am bekanntesten geworden sind. Ihre Prosobranchiennatur kann nur noch aus ihrer Larvenentwicklung erschlossen werden, ihr Eintritt in den Wirtskörper erfolgt ontogenetisch und sicher auch phylogenetisch vom Darm her. Morphologisch sind wir über diese Schmarotzer in Holothuriern hinreichend, wenn auch nicht erschöpfend unterrichtet (vgl. dazu ANKEL 1936), die physiologischen Fragen der Ernährung und die damit aufs engste zusammenhängenden der Atmung und Exkretion sind überhaupt noch nicht in Angriff genommen. *Enteroxenos* sowohl wie *Entoconcha* weisen einen nach außen offenen, in eine blindgeschlossene Körperhöhle führenden Kanal (»Flimmerkanal«) auf (Abb. 68), durch den eine Aufnahme von Nahrungsstoffen denkbar wäre. Daneben spielt aber zweifellos die ganze Oberfläche als Aufnahmeorgan eine Rolle, zumal dann, wenn, wie im Falle von *Enteroxenos*, Bindegewebe und Leibeshöhlen-Epithel des Wirtes den Parasiten vollständig

überziehen (Abb. 68). Ob ein solcher, dem Wirtsgewebe so innig eingegliedelter Parasit noch einen Umbau der aufgenommenen Stoffe vornimmt, ist unbekannt; könnte er ohne Umwege am Stoffwechsel des Wirtes teilnehmen, so hätten wir auch auf dem chemisch-physiologischen Gebiet ein Beispiel äußerster Einpassung in die gebotenen Bedingungen. Die enge histologische Verschmelzung der beiden Organismen ist ebenfalls im Sinne einer solchen

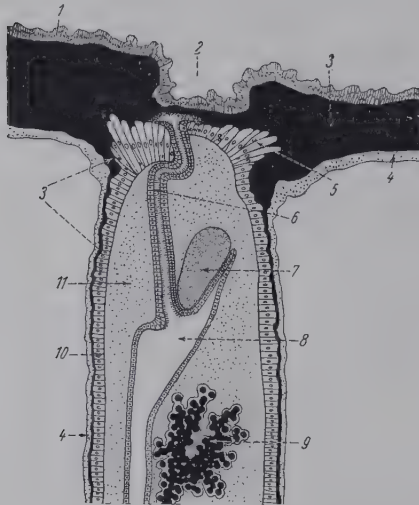


Abb. 68. *Enteroxenos oestergreni* Bonnevie. Schnitt durch das Vorderende des in die Darmwand seines Wirtes (*Stichopus*) eingesenkten Parasiten. 1 Darmepithel des Wirtes; 2 Einsenkung in der Darmwand des Wirtes; 3 Bindegewebe des Wirtes; 4 peritoneales Epithel des Wirtes; 5 kolbenförmig verlängerte Epithelzellen des Parasiten; 6 Flimmerkanal; 7 Hoden; 8 Zentralhöhle; 9 Eierstock; 10 Epithel des Parasiten; 11 Bindegewebe des Parasiten. Nach ANKEL (1936).

Einpassung zu deuten. Hier liegt keine »fremddienliche Zweckmäßigkeit« vor, sondern der Parasit hat es »verstanden«, eine für ihn vermutlich günstige Reaktion des Wirtskörpers auszulösen, nicht anders als dies, mutatis mutandis, auch bei vielen Gallenbildungen der Fall ist. Gallenähnliche Bildungen entstehen übrigens auch bei Seesternen im Gefolge des Eindringens von Gastropodenparasiten, z. B. an

*Certionardoia semiregularis* (MÜLLER und TROSCHEL) durch *Stilifer celebensis* KÜKENTHAL (nach HIRASE 1932). Dieser Fall ist auch deshalb bemerkenswert, weil, nach den Beobachtungen von HIRASE, angenommen werden muß, daß der Parasit sich den ersten Zutritt zum Wirtskörper durch

die Auflösung einiger Kalkplatten verschafft. Auch hier also wieder ein kalklösender Gastropode! Veränderungen, die an den Marginal-Platten von *Stellaster equestris* dort auftreten, wo *Eulima equestris* sitzt, werden von KOEHLER und VANEY als Hemmungsbildungen erklärt.

Alle diese Beispiele können zeigen, welche Fülle von Problemen gerade die Ernährung der parasitischen Gastropoden noch bietet. —

Ein Organ der Nahrungsaufnahme, wie zum Beispiel die Radula, ist für den lebenden Organismus nur eines von zahlreichen

Hilfsmitteln im Rahmen der Aufgabe sich Nahrung zu verschaffen und einzuverleiben. Die nur im Ganzen verständliche Rolle dieses Hilfsmittels möchten wir ebenso kennenlernen wie alle anderen Bestandteile eines Lebewesens, die aus dem Ganzen nicht fortgedacht werden können. Die Grenze unseres auf die Analyse notwendig folgenden Eingliederungsbestrebens ist erst erreicht an den tatsächlichen artgegebenen materiellen und funktionsbeherrschten Grenzen des Organismus selbst, und wir sind uns darüber im klaren, daß auch Sonderungen wie »Ernährungsapparat«, »Vorderdarm« u. dgl. nur behelfsmäßige Begriffsbildungen sind, die zwar die Analyse des zum Fressen befähigten Körpers erleichtern, bei der Synthese zum Verständnis des fressenden Tieres aber wieder zur Einschmelzung gebracht werden müssen.

Ein Weg zu einer solchen Synthese ist nach meiner Ansicht gegeben in Art-Monographien, zu denen Arbeiten wie die von BROCK über *Buccinum* wertvolle Anregungen geben. Hierzu müßte freilich das Bild eines bestimmten Tieres nach allen Seiten ausgefüllt werden; Morphologie, Physiologie, Oekologie und Genetik hätten sich zu treffen. Die Ganzheitlichkeit und Planmäßigkeit des Gegenstandes sind für eine solche Arbeit kein Problem, sondern eine selbstverständliche Voraussetzung — sie werden nicht verständlicher, geschweige denn geklärt, durch neue (und unentrinnbar anthropomorphe) Nomenklaturen, sondern durch wirkliche Einsicht in die Geschehnisse am lebenden Tier und in die artspezifische Ordnung der Abläufe. Auf dem Wege zu solcher Einsicht und zur Synthese ist die Analyse kein notwendiges Übel, sondern das einzig zum Ziele führende Mittel. Scharfe Beobachtung, sinnvolle Zergliederung durch Experiment und Schere und sparsame Spekulation beim Aufbau zum neuen Ganzen sind von jeher bewährte Methoden der deutschen Zoologie.

### Literatur.

- ADAM, W., Prosobranches parasites. Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belg. (Hors série) 2 (1934). — ADAM, W., Note préliminaire sur le mâle de *Thyca crystallina* (Gould). Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belg. 9 (1932). — ALPERS, FR., Zur Kenntnis der Anatomie von *Conus lividus*, besonders des Darmkanals. Jena Z. 65 (1931). — ALPERS, FR., Über die Nahrungsaufnahme von *Conus mediterraneus* Brug. eines toxoglossen Prosobranchiers. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 11 (1932). — AMAUDRUT, A., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les mollusques gastéropodes. Ann. Sci. nat., Zool. Ser. 8 7 (1898). — ANKEL, W. E., Ein Parasit der Miesmuschel und ein Parasit im Parasiten. Natur Mus. 57 (1927). — ANKEL, W. E., Fraßspuren einer Meeresschnecke. Natur Mus. 59 (1929). — ANKEL, W. E., Prosobranchia. Tierwelt der Nord- und Ostsee. Herausgeg. von GRIMPE. IX. Bd. (1936 a). — ANKEL, W. E., Die Fraßspuren von *Helcion* und *Littorina* und die Funktion der Radula. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg i. Br.

38 (1936 b). — ANKEL, W. E., Wie bohrt *Natica*? Biol. Zbl. 57 (1937 a). — ANKEL, W. E., Wie frißt *Littorina*? I. Radula-Bewegung und Freßspur. Senckenbergiana 19 (1937 b). — ANKEL, W. E., Beobachtungen an Prosobranchiern der Schwedischen Westküste. Ark. Zool 30 A (1938 a). — ANKEL, W. E., Freßspuren von Schnecken. Natur u. Volk 68 (1938 b). — AREY, L. B. and CROZIER, W. J., The «homing habits» of the pulmonate Mollusk *Onchidium*. Proc. Nat. Acad. Sci. Washington 4 (1918). — BOETTGER, C. R., Die Lage der Bohrstelle beim Angriff der Raubschnecken aus der Familie Naticidae. Z. wiss. Zool. 136 (1930). — BOETTGER, C. R., Studien zur Physiologie der Nahrungsaufnahme festgewachsener Schnecken. Die Ernährung der Wurmschnecke *Vermetus*. Biol. Zbl. 50 (1930). (Dort die ältere Literatur.) — BROCK, FR., Suche, Aufnahme und enzymatische Spaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L. Zoologica 34/5 (1936). — BUCHMANN, V., Über den Pharynx der Heteropoden. Z. Anat. Entw.gesch. 73 (1924). — COHNHEIM, O., Zur Physiologie der Nierensekretion. Z. physiol. Chemie 80 (1912). — COLTON, H. S., How *Fulgur* and *Sycotypus* eat oysters, mussels and clams. Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia 60 (1908/09). — COPELAND, M., The olfactory reactions and organ of the marine snails *Allectron obsoleta* and *Busycon canaliculatum*. J. exper. Zool. 25 (1918). — DAVIS, J. A., The habits of the Limpets. Nature 51 (1906). — DAWSON, J., The biology of *Physa*. Behavior. Monograph. I. — FRANCOIS, PH., Choses de Nouméa III. Moeurs d'un *Murex*. Arch. Zool. expér. génér. (2) 9 (1891). — GEDDES, P., On the mechanism of the odontophore in certain Mollusca. Trans. Zool. Soc. London 10 (1879). — GÖTZE, E., Bau und Leben von *Caecum glabrum* (Montagu). Zool. Jb. Syst. 71 (1938). — GRAHAM, A., On the structure and function of the alimentary canal of the limpet. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 57 (1934). — HANSTRÖM, B.: Einige Experimente und Reflexionen über Geruch und Geschmack und den allgemeinen chemischen Sinn. Z. vgl. Physiol. 4 (1926). — HAYASAKA, I., Fossil occurrence of Pelecypod shells bored by certain Gastropods. Mem. Fac. Sci. Agric. Formosa 6 (Geology) (1933). — HEATH, H., A new genus of parasitic gastropods. Biol. Bull. 18 (1910). — HEIDERMANNS, C., Über den Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken. Zool. Jb. Physiol. 41 (1924). — HENSCHEL, J., Untersuchungen über den chemischen Sinn von *Nassa reticulata*. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel 21 (1932). — HERRICK, J., Mechanism of the odontophoral apparatus in *Sycotypus canaliculatus*. Amer. Natural. 40 (1906). — HIRASE, S., The adaptive modifications of the gastropod *Stilifer celebensis* Kükenthal, parasitic on the starfish *Certionardoa semiregularis* (Müller and Troschel). Proc. Malac. Soc. London 20 (1932). — HIRSCH, G. CHR., Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. I. Zool. Jb. 35 (1915). — HULBERT, G. C. E. B. und C. M. YONGE: A possible function of the osphradium in the Gastropoda. Nature 139 (1937). — JORDAN, H. J. und HIRSCH, G. CHR., Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen. Handbuch der norm. u. pathol. Physiol. 3. Bd./II. (1927). — KOEHLER, R. u. VANEY, V., Nouvelles formes de gastéropodes ectoparasites. Bull. sci. France Belg. 46 (1912). — LACAZE-DUTHIERS, H. DE, Histoire de la Testacelle; Arch. Zool. exp. génér. (2) 5 (1887). — LEUCKART, R., Beiträge zur Naturgeschichte der Cephalophoren. Bau der Heteropoden. Gießen 1854. — LIVAN, MATHILDE, Über Bohrlöcher an rezenten und fossilen Invertebraten. Senckenbergiana 19 (1937). — LONGSTAFF, J., Feeding-tracts of Gasteropoda. Proc. Linn. Soc. London Sess. 125 (1913). (Dort weitere Literatur über ältere Beobachtungen von Freßspuren!) — LOVÉN, S., Über den Kauapparat der *Mollusca cephalophora*. Ztg. Zool. 1 (1848). — MEHEUT, M. et VERNEUIL, M. P., Etude de la mer. Libr. centr. des beaux-arts Paris. — NEUMANN-KARLSBERG, P., Wurmschnecken bei der Fütterung im Aquarium. Illustr. Z. 169 (1927). — ORTON, J. H., The mode of feeding in *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity, and some remarks on the mode of feeding in Gastropods and Lamellibranchs. J. marin. Biol. Ass. Plymouth 9 (1912). — ORTON, J. H., The ciliary mechanisms on the gill and the mode of feeding in *Amphioxus*, *Ascidians* and *Solenomya togata*. J. marin. Biol. Assoc. Plymouth 10 (1913a). — ORTON, J. H., On the breeding habits of *Echinus miliaris*, with a note on the feeding habits of *Patella vulgata*. J. Marin. Biol. Assoc. Plymouth 10 (1913b). — ORTON, J. H., On ciliary mechanism in Brachiopods and some Polychaetes with comparison of the ciliary mechanism on the gills of Molluscs, Protochordata, Brachiopods and cryptocephalous Polychaetes,



and an account of the endostyle of *Crepidula* and its allies. J. marin. Biol. Assoc. Plymouth **10** (1913c). — OSWALD, ADOLF, Der Rüsselapparat der Prosobranchier. Z. Naturwiss. Jena (N.F. 21) **28** (1894). — PEILE, A. J., Some Radula problems. J. Conch. London **20** (1937). — PELSENEER, P., Comment mangent divers gastropodes aquatiques. Ann. Soc. Roy. Belg. **55** (1925). — POULTON, E. B., Snails eating whitening. Nature **33** (1885). — RATHAY, E., Über den Fraß von *Helix hortensis* auf Baumrinden. Z. Pflanzenkrankh. **8** (1898). — ROSÉN, N., Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken. Lund. (1910). — SARS, G. O., Mollusca regionis Arcticae Norwegiae. Christiania 1877. — SCHIEMENZ, P., Wie bohrt *Natica* die Muscheln an? Mitt. Zool. Stat. Neapel **10** (1891). — SIMROTH, H., Gastropoda prosobranchia. Bronn's Klassen u. Ordnungen **3**, 2 (1896–1907). — SIMROTH, H., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung und Entwicklung der Radula der Gastropoden. Z. wiss. Zool. **118** (1921). — STAHL, E., Pflanzen und Schnecken. Z. Naturwiss. Jena **22** (1888). — STERKI, V., Food of the Limnaeidae. Nautilus **5** (1895). — SUNDERBRINK, O., Zur Frage der Verwandtschaft zwischen Melaniiden und Cerithiiden. Z. Morphol. Ökol. **14** (1929). — TAYLOR, J. W., A monograph of the land and freshwater mollusca of the British isles. Leeds, Taylor Bross. 1896. — TRAPPMANN, W., Die Muskulatur von *Helix pomatia* L. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Lokomotion unserer einheimischen Pulmonaten. Z. wiss. Zool. **115** (1916). — TROSCHER, F. H., Das Gebiß der Schnecken. Berlin (1856–1866). — WÄCHTLER, W., Zur Biologie der Raublungenschnecke *Poiretia (Glandina) algira* Brug. Zool. Anz. **72** (1927). — WEBB, W. M., On the manner of feeding in *Testacella scutulum*. Zoologist (Ser. 3) **17** (1893). — WEBER, H., Über arhythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchiern. Z. vgl. Physiol. **2** (1924). — WEBER, H., Der Darm von *Dolium galea* L., eine vergleichend anatomische Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der *Tritonium*-Arten. Z. Morphol. Ökol. **8** (1927). — WOODWARD, B. G., On some Feeding-tracts of Gastropods. Proc. malac. Soc. London **7** (1906). — YONGE, C. M., Ciliary feeding mechanisms in the thecosomatous Pteropods. J. Linn. Soc. London. Zool. **36** (1926). — YONGE, C. M., Feeding mechanisms in the invertebrates. Biol. Rev. **3** (1928). — YONGE, C. M., Notes on feeding and digestion in *Pterocera* and *Vermetus*, with a discussion on the occurrence of the crystalline style in Gastropoda. Sci. Reports of Gr. Barrier Reef Exped. Brit. Mus. (Nat. Hist.) **1** (1932). — YONGE, C. M., On some aspects of digestion in ciliary feeding animals. J. Marin. Biol. Assoc. Plymouth **20** (1935). — YONGE, C. M., The biology of *Aporrhais pes pelecani* (1) and *A. serresiana* (Mich.). J. Marin. Biol. Assoc. Plymouth **21** (1937). — YONGE, C. M., Evolution of ciliary feeding in the Prosobranchia, with an account of feeding in *Capulus hungaricus*. J. Marin. Biol. Assoc. Plymouth **22** (1938). — ZIEGLER, M., Schneckenfraßspuren. Wschr. Aquar.-Terrarkde. **7** (1910).

28. Herr Dr. N. PETERS (Hamburg):

## Walfang und Walbiologie.

Vortrag mit Lichtbildern. (Nur Titel).

29. Herr Dr. I. KRUMBIEGEL (Dresden):

## Physiologisches Verhalten als Ausdruck der Phylogenese.

Der Vortrag erscheint im Zoologischen Anzeiger.

30. Herr Prof. E. MERKER (Gießen):

**3 Fälle verschiedener Lichtdurchlässigkeit  
der Augenlinsen bei Wirbeltieren.**

Der Vortrag erscheint erweitert im Biologischen Zentralblatt.

31. Herr Prof. J. v. GELEI (Szeged):

**Körperbau und Erregungsleitung bei den Cilicaten.**

(Manuskript nicht eingegangen.)

32. Herr Prof. R. WETZEL (Berlin):

**Über die Entwicklung der 4. Larve  
von *Strongylus equinus*.**

(Manuskript nicht eingegangen.)

### 33. Vorstand, Mitgliederverzeichnis, Postscheckkonto.

#### Vorstand bis 31. Dezember 1939.

Vorsitzender: Prof. Dr. A. HASE, Berlin-Dahlem.

1. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. M. RAUTHER, Stuttgart.

2. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. U. GERHARDT, Halle.

3. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. F. SEIDEL, Berlin.

Schriftführer: Prof. Dr. C. APSTEIN, Berlin.

#### Verzeichnis der Mitglieder 1938<sup>1</sup>.

\* = lebenslängliches Mitglied.

Die hinter dem Namen stehenden Zahlen bedeuten das Jahr des Eintritts. (Etwaige Fehler sowie Änderungen von Adressen bittet der Schriftführer dringend, ihm sofort mitzuteilen.)

#### A. Ehrenmitglieder.

- \*GROBBEN, Hofrat, Prof. Dr. C. (1890). . . . . Wien XVIII, 1, Sternwarte-  
straße 49.  
HESSE, Prof. Dr. Richard (1898). . . . . Berlin-Frohnau, And.Buche 21  
\*KORSCHULT, Geh.-Rat, Prof. Dr. E. (1891) . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.  
SPEMANN, Geh. Rat Prof. Dr. Hans (1900) . . . Freiburg i. Br., Goethestr. 53.

#### B. Ordentliche Mitglieder.

- \*AHL, Dr. E. (1923) . . . . . Berlin N 4, Invalidenstr. 43,  
Zool. Museum.  
AHRENS, Dr. W., Privatdoz. (1936) . . . . . Jena, Zool. Institut.  
\*ALVERDES, Prof. Dr. Fr. (1913) . . . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.  
ANDRESEN, Prof. Dr. Karl (1923) . . . . . Landw. Hochschule Weißen-  
stephan (München).  
ANKEL, Prof. Dr. W. E. (1924) . . . . . Gießen, Zool. Institut.  
APSTEIN, Prof. Dr. Carl (1897) . . . . . Berlin N 4, Zool. Institut,  
Invalidenstr. 43.  
\*ARMBRUSTER, Prof. Dr. Ludw. (1913) . . . . . Berlin-Zehlendorf, Schreber-  
straße 22.  
\*ARNDT, Prof. Dr. Walter (1921) . . . . . Berlin N 4, Zool. Museum,  
Invalidenstr. 43.

---

<sup>1</sup> Abgeschlossen am 1. Oktober 1938.

- \*ASSMUTH, Rev. Dr. Joseph, Fordham Univ. (1909) . . . . . New York City.  
 AUERBACH, Prof. Dr. Max, Techn. Hochschule,  
 Dir. Landessamml. Naturk. (1911) . . . . . Durlach (Baden), Bergwald-  
 straÙe 10.  
 AUTRUM, Dr. Hansjochem (1931) . . . . . Berlin N 4, Invalidenstr. 43,  
 Zool. Inst.  
 BALSS, Prof. Dr. H., Zool. Samml. (1909) . . . . . München 2 M, Neuhauserstr. 51.  
 \*BALTZER, Prof. Dr. F. (1908). . . . . Bern, Zoolog. Inst., Mulden-  
 straÙe 8.  
 BAUER, Dr. Hans (1934) . . . . . Berlin-Dahlem, Kaiser-  
 Wilhelm-Inst. Biol., Boltz-  
 mannstr. 3.  
 BENICK, Ludwig, Konservator (1921) . . . . . Lübeck, Naturhist. Mus.  
 BERGER, Dr. Kurt (1933) . . . . . Leipzig N 22, Weinligstr. 14.  
 BEUTLER, Frl. Dr. Ruth, Privatdoz. (1923) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst.,  
 Luisenstr. 14.  
 BEYER, Dr. Helmut, Prov. Mus. Naturk. (1929) . . . . . Münster (Westf.), Zool. Garten.  
 BISCHOFF, Prof. Dr. Hans, Kustos (1921) . . . . . Berlin N 4, Zool. Museum,  
 Invalidenstr. 43.  
 BÖHM, Prof. Dr. L. K., Inst. allg. Zool. Paras.  
 (1926). . . . . Wien III, Tierärztl. Hochsch.  
 \*BÖHMIG, Prof. Dr. L. (1896) . . . . . Graz.  
 BÖRNER, Dr. C., Ober-Regierungsrat (1908) . . . . . Naumburg a. Saale, Jenaer  
 Straße 32.  
 BOETTGER, Dr. Caes. R., Major, Privatdoz. (1931) . . . . . Berlin-Friedenau, Wieland-  
 straÙe 38.  
 v. BOETTICHER, Dr. Hans, Dir. Mus. (1928) . . . . . Coburg, Hofgarten 6.  
 \*BORGERT, Prof. Dr. A. (1896) . . . . . Bonn, Kaufmannstr. 45.  
 BOZLER, Prof. Dr. Emil, Privatdoz. (1924). . . . . Philadelphia.  
 BRAMSTEDT, Dr. F. (1934) . . . . . Marburg a. Lahn, Lahnstr. 4.  
 \*BRANDES, Prof. Dr. G. (1891) . . . . . Dresden, Gerhard-Hauptmann-  
 Straße 21.  
 BREIDER, Dr. Hans, Kaiser-Wilhelm-Inst. Züch-  
 tungsforsch. (1934) . . . . . Müncheberg, Mark.  
 BREITFUSS, Prof. Dr. Leonid (1933) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
 lidenstr. 43.  
 BROCK, Dr. habil. Friedrich, Inst. Umweltforsch.  
 (1930). . . . . Hamburg 1, Gurlittstr. 37.  
 BROHMER, Prof. Dr. P., Doz. Biol. Pädagog. Ak.  
 (1923). . . . . Kiel, Rankestr. 11.  
 \*BRÜEL, Prof. Dr. L. (1899) . . . . . Halle a. Saale, Zool. Inst.,  
 Domplatz 4.  
 BRUNNER, Frl. Dr. Gertrud (1936) . . . . . München, Hyg. Untersuchungs-  
 stelle Wehrkreis VII, Stand-  
 lazarett, Lazarettstr. 10  
 BUCHNER, Prof. Dr. P. (1911) . . . . . Leipzig C 1, Zool. Inst., Tal-  
 straÙe 33.  
 v. BUDDENBROCK, Prof. Dr. W. (1917) . . . . . Halle a. Saale, Zool. Inst.,  
 Domplatz 4.



- BÜCKMANN, Dr. Adolf, Ass., Biol. Anst. (1923) . . . . . Helgoland.
- \*BUSCH, Dr. Werner, Stadtarzt (1908) . . . . . Magdeburg, Werner-Fritze-  
Straße 8.
- \*CORI, Prof. Dr. C. J., Zool. Inst. Deutsche Univ.  
(1891). . . . . Prag II, 1594, Weinbergg. 3.
- \*DAMPF, Dr. A., Regierungsentomologe (1912) . . . . . Mexiko D. F., Apart Do. 2801.
- DANNEEL, Dr. habil. Rolf (1937) . . . . . Königsberg (Pr.), Zool. Inst.,  
Sternwartstr. 1.
- DATHE, Dr. Heinrich, (1936) . . . . . Leipzig C1, Thomasiusstr. 4II.
- DEGENER, Prof. Dr. P. (1912) . . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-  
lidenstr. 43.
- DENZER, Dr. Hans Werner, Reichsfachschafts-  
leiter Biol. (1935) . . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-  
lidenstr. 43.
- DIEBSCHLAG, Dr. Emil (1934) . . . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
- DIETZEL, Frl. Dr. Helene (1934) . . . . . Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
- DINGLER, Prof. Dr. Max (1928) . . . . . München, Trautewolfstr. 2.
- DITTUS, Dr. Paul (1938) . . . . . Tübingen, Zool. Inst.
- DOHRN, Prof. Dr. Reinhard (1907) . . . . . Neapel, Acquario, Stazione  
Zoologica.
- DOSSE, Dr. Gustav (1938) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
lidenstr. 43.
- DOTTERWEICH, Dr. Heinz, Prof., Zool. Inst.  
Techn. Hochsch. (1929) . . . . . Dresden-A., Bismarckplatz.
- \*DRIESCH, Prof. Dr. Hans (1890) . . . . . Leipzig, Universität.
- DROST, Prof. Dr. Rud. (1923) . . . . . Helgoland, Biol. Anst. Vogel-  
warte.
- DÜRKEN, Prof. Dr. B. (1914) . . . . . Breslau 16, Inst. Entw.-mech.  
Vererb., Auenstr. 4.
- DUSPIVA, Dr. Franz, Privatdozent (1935) . . . . . Heidelberg, Zool. Inst.
- \*ECKSTEIN, Geh.-Rat Prof. Dr. K. (1890) . . . . . Berlin-Wilmersdorf, Güntzel-  
straße 59.
- EGGERS, Prof. Dr. Friedrich (1922) . . . . . Kiel, Zool. Inst., Hegewisch-  
straße.
- EIDMANN, Prof. Dr. H. (1923) . . . . . Hann.-Münden, Forstl. Hoch-  
schule.
- EISENTRAUT, Dr. M. (1920) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
lidenstr. 43.
- ELSTER, Dr. Hans-Joachim (1935) . . . . . Langenargen a. Bodensee, Inst.  
Seenforsch.
- \*VAN EMDEN, Dr. Fritz (1923) . . . . . Kew(Surrey)MortlakeRoad137
- ENTZ, Prof. Dr. Géza jr. (1912) . . . . . Budapest VIII. Zool. Inst.  
Muzeum-Körut 4a.
- ERDMANN, Dr. Kurt (1934) . . . . . Greifswald, Zool. Inst., Bis-  
marckstr.
- ERDMANN, Dr. W. (1931) . . . . . Hamburg 5, Kirchenstr. 47,  
Fischereibiol. Inst.
- \*ERHARD, Prof. Dr. Hub. (1911) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst.  
Luisenstr. 14

- ESCHERICH, Geh.-Rat Prof. Dr. K., Institut f. angewandte Zoologie (1899) . . . . . München, Amalienstr. 52.
- EVENIUS, Dr. J. (1925) . . . . . Stettin, Landwirtschaftskammer, Werderstr. 32.
- FARKAS, Prof. Dr. B. (1927) . . . . . Szeged, System. Zool. Inst.
- FELDBAUSCH, Dr. Karl (1937) . . . . . Mannheim L. 2. 5.
- FEUERBORN, Prof. Dr. H. J. (1923) . . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
- FISCHEL, Dr. Werner (1928) . . . . . Münster, Westf., Zool. Gart.
- FISCHER, Prof. Dr. F. C., Chem. Inst. . . . . Würzburg, Rotkreuzstr. 3a.
- FISCHER, FrI. Dr. Ilse (1934) . . . . . Berlin-Dahlem, Kais.-Wilhelm-Inst. Biol., Boltzmannstr. 3.
- \*FLEISCHMANN, Prof. Dr. A. (1903) . . . . . Erlangen, Zool. Inst.
- v. FRANKENBERG, Dr. G., Dir. Mus. a. D. (1921) . . . . . Hannover-Kleefeld, Kaulbachstraße 4.
- FRANZ, Dr. G. (1936) . . . . . Berlin W 15, Bayrischestr. 28, Gths. IV 1.
- \*FRANZ, Prof. Dr. Viktor (1907) . . . . . Jena, Zool. Institut.
- FRENZEL, Dr. Gerhard (1936) . . . . . Bellinchen a. O.
- FREUDENSTEIN, Dr. K., Lehranst. Bienenzucht (1929). . . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
- \*FREUND, Prof. Dr. Ludwig (1906) . . . . . Prag II, Vinicna 3, Zool. Inst. Dtsch. Univ.
- FRIEDERICH, Prof. Dr. Karl, Reg. und Ökon.-mient a. D. (1907) . . . . . Rostock, Prinz-Friedrich-Karl-Straße 6.
- FRIEDRICH, Dr. Herrmann, Privatdoz. (1936) . . . . . Kiel, Hegewischstr., Zool. Inst.
- FRIEDRICH-FREKSA, Dr. Hans (1936) . . . . . Tübingen, Zool. Inst.
- FRIELING, Dr. H. (1933). . . . . Stuttgart O., Verlag Franckh, Pfizerstr. 5.
- \*FRIESE, Prof. Dr. H. (1890) . . . . . Schwerin i. M., Kirchenstr., Friesenhaus.
- \*v. FRISCH, Prof. Dr. K. (1911) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
- FRITSCH, Dr. Rudolf (1938). . . . . Würzburg, Zool. Inst., Röntgenring 10.
- GEIGY-HEESE, Dr. Rudolf, Privatdoz. (1931) . . . . . Basel, Zool. Anst.
- GEINITZ, Prof. Dr. Bruno (1922) . . . . . Freiburg i. Br., Inst. Bienenk., Katharinenstr. 20.
- v. GELEI, Prof. Dr. J. (1925) . . . . . Szeged, Zool. Inst., Tisza-Lajos-Körut 6 (Ungarn).
- GERHARDT, Prof. Dr. Ulrich (1905) . . . . . Halle a. Saale, Anat.-Physiol. Inst., Wilhelmstr. 27/28.
- GERSCH, Dr. Manfred, Ass. (1936) . . . . . Leipzig C 1, Talstr. 33, Zool. Institut.
- \*GIERSBERG, Prof. Dr. Hermann (1921) . . . . . Frankfurt a. M., Zool. Inst., Viktoria-Allee 5.
- GÖNNERT, Dr. R., Tropeninst. (1935) . . . . . Hamburg 4, Bernhard-Nocht-Straße 74.

- GOETSCH, Prof. Dr. Wilh. (1922) . . . . . Breslau 1, Zool. Inst., SternstraÙe 21.
- GOFFAERT, Dr. H., Biol. Reichsanst. (1926) . . . . . Kitzberg b. Kiel.
- \*GOLDSCHMIDT, Prof. Dr. R., Dep. Zool. (1902) . . . . . Berkeley, Kalifornien.
- GOTTSCHESKI, Dr. Georg (1935) . . . . . Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-Inst. Biol., Boltzmannstr. 3.
- GRAUPNER, Dr. Heinz (1927) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
- \*GRUBER, Geh. Hofrat Prof. Dr. A. (1890) . . . . . Schachen b. Lindau a. Bodensee, Lindenhof.
- \*GUENTHER, Prof. Dr. Konrad (1903) . . . . . Freiburg i, Br., NeumattenstraÙe 15.
- HADORN, Dr. Ernst (1936) . . . . . Bern, Muldenstr. 8, Zool. Inst.
- HÄMMERLING, Dr. J., Privatdoz., Kaiser-Wilhelm-Inst., Biol. (1928) . . . . . Berlin-Dahlem, Boltzmannstr. 3.
- HÄMPEL, Prof. Dr. Oskar, Vorst. Lehrkanzel, Hydrob. Fischerei, Hochsch. Bodenkultur (1928). . . . . Wien XIX, Nedeagasse 12.
- v. HAFFNER, Prof. Dr. Konst., Kustos Zool. Inst. (1922). . . . . Hamburg 1, Steintorwall.
- \*HAGMANN, Dr. Gottfried (1909) . . . . . Faz. Taperinha, Santarém (Para), Brasil.
- \*HAGMEIER, Prof. Dr. A., Direktor Biol. Anst. (1920). . . . . Helgoland.
- \*HAMBURGER, Frä. Dr. Clara (1906) . . . . . Heidelberg.
- HANIEL, Dr. Curt (1928) . . . . . München, Pienzenauer Str. 38.
- \*HARMS, Prof. Dr. Jürgen W. (1908) . . . . . Jena, Zool. Inst.
- HARNISCH, Prof. Dr. Otto (1924) . . . . . Kiel, Zool. Inst., Hegewischstr.
- \*HARTMANN, Prof. Dr. M., Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (1902) . . . . . Berlin-Dahlem, BoltzmannstraÙe 3.
- HASE, Prof. Dr. Albrecht, Biol. Reichsanst. (1912) . . . . . Berlin-Dahlem, Königin-Luise-StraÙe 19.
- \*HATSCHKE, Hofrat, Prof. Dr. B. (1891) . . . . . Wien VIII, Langegasse 8.
- HEBERDEY, Dr. Rudolf F., Privatdoz. (1929) . . . . . Graz, Zool. Inst., Universitätsplatz 2.
- HEBERER, Dr. Gerhard, Privatdoz. (1923) . . . . . Tübingen, Zool. Inst.
- HECK, Prof. Dr. Lutz, Direktor (1921) . . . . . Berlin W 62, Zool. Garten, Budapester Str. 9.
- HEDICKE, Dr. Hans (1925). . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
- HEIDERMANNS, Prof. Dr. Curt (1929) . . . . . Greifswald, Zool. Inst., Bismarckstr.
- HEINZE, Dr. Kurt, Biol. Reichsanst., Abt. Physiol. Bot. (1936) . . . . . Berlin-Dahlem, Königin-Luise-StraÙe 19.
- \*HEMPELMANN, Prof. Dr. F. (1905) . . . . . Leipzig, Zool. Inst., Talstr. 33.
- HENKE, Prof. Dr. Karl (1925) . . . . . Göttingen, Zool. Inst.

- \*HENKING, Geh.-Rat Prof. Dr. (1890) . . . . . Berlin-Zehlendorf, Argentinische Allee 206 b.
- HENTSCHEL, Prof. Dr. E. (1912) . . . . . Hamburg I, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
- HERBST, Prof. Dr. C. (1914) . . . . . Heidelberg, Zool. Inst.
- HERFS, Dr. Adolf (1922) . . . . . Leverkusen b. Köln, Auf d. Kahlberg 8.
- HEROLD, Dr. W. (1912) . . . . . Swinemünde, Göringstr. 8.
- HERRE, Dr. Wolf, Privatdoz. (1934) . . . . . Halle a. Saale, Wuchererstr. 77.
- HERTER, Prof. Dr. Konrad (1921) . . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
- HERTLING, Dr. Helmuth, Kustos d. Biol. Anst. (1921). . . . . Helgoland.
- HERTWIG, Fr. Prof. Dr. Paula (1926) . . . . . Berlin-Grunewald, Wangenheimstr. 28.
- HESSE, Prof. Dr. Erich, Kustos (1920) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
- \*HEYMONS, Prof. Dr. Richard (1892) . . . . . Berlin Nikolassee, Luckhoffstraße 8.
- \*HILZHEIMER, Prof. Dr. M. (1906) . . . . . Berlin-Charlottenburg, Osnabrücker Str. 17.
- HIMMER, Dr. A. (1922) . . . . . Erlangen, Anstalt Bienenzucht.
- \*HIRSCH-SCHWEIGER, Dr. Erwin (1913) . . . . . Altona.
- HIRSCH, Dr. Gottwalt Ch. (1922) . . . . . Utrecht, Zool. Labor., Abt. exper. Histol., Janskerkhof 3.
- HOFFMANN, Prof. Dr. Hans (1921) . . . . . Jena, Zool. Inst.
- \*HOFFMANN, Prof. Dr. R. W. (1899) . . . . . Göttingen, Zool. Inst.
- V. HOLST, Dr. Erich (1934) . . . . . Göttingen, Zool. Inst.
- HOLTFRETER, Privatdoz., Dr. Johannes (1929) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
- \*HOLTZINGER-TENEVER, Hans (1913) . . . . . Oldenburg, Holtzingerstr. 4.
- ILSE, Frä. Dr. Dora (1929). . . . . München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
- JACOBS, Dr. Werner (1925) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
- JANISCH, Reg.-Rat Dr. Ernst, Biol. Reichsanstalt (1924). . . . . Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
- JAPHA, Prof. Dr. Arnold (1907) . . . . . Halle a. Saale, Schwuchstr. 17.
- JENTSCH, Dr. S. (1937). . . . . Münster (Westf.), Zool. Inst.
- \*JORDAN, Prof. Dr. H. J. (1902). . . . . Utrecht, Labor. Vgl. Physiol., Alex. Numankade 89.
- \*JORDAN, Dr. K., Zool. Mus. (1901) . . . . . Tring, Herts (England).
- JOSEPH, Prof. Dr. H. (1924) . . . . . Wien I, 2. Zool. Inst., Univ.
- JUNG, Dr. Kurt (1935) . . . . . Hanau (Main), Jahnstr. 6.
- JUST, Prof. Dr. Günther, Ober-Reg.-Rat (1921) . . . . . Berlin-Dahlem, Reichsgesundheitsamt, U. d. Eichen 82/84.
- KAHMANN, Dr. habil. Hermann (1935) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.



- KEIL, Dr. Albert (1938) . . . . . Berlin N 4, Invalidenstr. 90III,  
Zahnärztl. Inst.
- \*v. KENNEL, Prof. Dr. J., Wirkl. Staatsrat, Exz.  
(1891). . . . . München-Waldtrudering,  
Usambarastr. 10.
- KESSEL, Dr. Erwin (1936). . . . . Gießen, Zool. Inst.
- KIESSELBACH, Dr. Anton (1933) . . . . . Greifswald, Anat. Inst., Lang-  
fuhrstr. 230.
- \*KLATT, Prof. Dr. Berthold (1920) . . . . . Hamburg 1, Zool. Inst., Mus.  
Steintorwall.
- KOCH, Dr. Anton (1924) . . . . . Breslau 1, Zool. Inst., Stern-  
straße 21.
- \*KÖHLER, Prof. Dr. Aug. (1892) . . . . . Jena, Forstweg 1.
- \*KOEHLER, Prof. Dr. Otto (1914) . . . . . Königsberg i. Pr., Zool. Inst.,  
Sternwartestr. 1.
- KÖHLER, Dr. Wilhelm, Ass. (1935) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst.,  
Luisenstraße 14.
- \*KÖNIG, Geh.-Rat Prof. Dr. Al. (1890) . . . . . Bonn, Koblenzer Str. 164.
- \*KOLBE, Prof. H. J. (1892) . . . . . Berlin-Lichterfelde W, Stein-  
äckerstr. 12.
- KOLLER, Prof. Dr. Gottfried (1925). . . . . Shanghai, Paulun-Hospital,  
Burkill Road 415.
- KONSULOFF, Prof. Dr. Stefan (1921) . . . . . Sofia, Zool. Inst., Oberische-  
straße 11.
- KOSSWIG, Prof. Dr. Curt (1928) . . . . . Istanbul, Bigoloji Enstitüsü,  
Müftülük Binasi.
- KRÄMER, Prof. Dr. Augustin (1935) . . . . . Stuttgart, Mohlstr. 1.
- KRIEG, Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Staatssamm-  
lung (1928) . . . . . München 2 M, Neuhauser Str. 51.
- KRIMMEL, Dr. Otto, Prof. am Höh. Lehrerinnen-  
seminar (1908) . . . . . Stuttgart, Neckarstr. 39A.
- KRÖNING, Prof. Dr. Friedr. (1922) . . . . . Göttingen, Zool. Inst.
- KRÜGER, Dr. Fr., Zool. Inst. (1928) . . . . . Münster, Westf.
- KRÜGER, Prof. Dr. Paul (1911) . . . . . Heidelberg, Zool. Inst.
- KRUMBIEGEL, Dr. Ingo (1929) . . . . . Dresden-A. 1, Zool. Mus.  
Ostraallee 15.
- \*KÜHN, Prof. Dr. A. (1908) . . . . . Berlin-Dahlem, Kaiser-Wil-  
helm-Inst. Biol., Boltzmann-  
straße 3.
- \*KÜNKEL, Prof. Carl, Schulkommissär (1900) . . . . . Heidelberg, Mittelstr. 44.
- KÜNNE, Dr. Clemens (1928) . . . . . Helgoland, Biol. Anst.
- \*VON KÜNSSBERG, Freifrau Dr. Katharina (1910) . . . . . Heidelberg, Bergstr. 53.
- KUHL, Dr. Willi, Privatdoz. (1923) . . . . . Frankfurt a. M., Zool. Inst.,  
Viktoriaallee 5.
- KUHN, Prof. Dr. Otto (1922) . . . . . Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
- KUMMERLÖWE, Dr. Hans, Zool. Mus. (1929) . . . . . Dresden-A. 1, Ostraallee 15.
- KUNTZEN, Prof. Dr., Kustos (1921) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
lidenstr. 43.

- \*LANDAUER, Dr. Walter (1922) . . . . . Storrs, Agric. Exper. Stat.,  
Connecticut.
- \*LAUTERBORN, Prof. Dr. R. (1895). . . . . Freiburg i. Br.
- LEHMANN, Dr. F. E. (1926) . . . . . Bern, Zool. Inst., Muldenstr. 8.
- LEHMENSICK, Dr. R. Paras.-Labor. (1929) . . . Bonn, Zool. Inst.
- LEINER, Dr. Michael, Studienrat (1932) . . . Bremen, Carlshafener Str. 59.
- V. LENGERKEN, Prof. Dr. H. (1917) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus.,  
Invalidenstr. 43.
- LENZ, Prof. Dr. Fr., Hydrob. Anst. (1923) . . Plön.
- LINDNER, Dr. Erwin (1922) . . . . . Stuttgart O, Naturaliensamm-  
lung, Archivstr. 3.
- LINKE, Dr. Otto (1933) . . . . . Norderney, Forsch.stelle ost-  
friesische Küste
- LIST, Prof. Dr. Th., Mus. u. Technische Hoch-  
schule (1903) . . . . . Darmstadt, Stiftstraße 29.
- \*LÖHNER, Prof. Dr. Leop., Physiol. Inst. (1912) . Graz, Grillparzerstr. 2.
- LORENZ, Dr. Konrad (1935) . . . . . Altenberg, Post Greifenstein,  
Nied.-Österreich.
- LUDWIG, Dr. Wilhelm, Privatdoz. (1926) . . . Halle a. Saale, Zool. Inst.,  
Domplatz 4.
- LÜTTSCHWAGER, Dr. H. (1925) . . . . . Zoppot bei Danzig.
- LUTHER, Prof. Dr. Alex., Vorst. Zool. Stat. Tvär-  
minde (1926) . . . . . Helsingfors, Djurgårdsvillan 8.
- LUTHER, Dr. W. (1934) . . . . . Erlangen, Zool. Inst.
- MAHDIHASSAN, Dr. S., Zool. Inst. (1936) . . . Leipzig C 1, Talstr. 33.
- \*MANGOLD, Prof. Dr. Otto (1922) . . . . . Freiburg i. Br., Zool. Inst.
- \*MARTINI, Prof. Dr. E. (1906) . . . . . Hamburg 4, Tropeninstitut,  
Bernhard-Nocht-Str. 74.
- MATTES, Prof. Dr. Otto (1929) . . . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
- MATTHES, Prof. Dr. E. (1921) . . . . . Coimbra, Mus. Labor. Zool.
- MAYER, Dr. Bernhard, Ass. (1935) . . . . . Freiburg i. Br., Zool. Inst.
- MAYR, Dr. Ernst (1926). . . . . New York, American Mus.
- MEISE, Dr. Wilhelm (1928) . . . . . Dresden-A., Zool. Mus., Ostra-  
allee 15.
- MENNER, Dr. E., Ass. (1935) . . . . . Halle a. Saale, Zool. Inst.,  
Domplatz 4.
- MERKER, Prof. Dr. Ernst (1921) . . . . . Gießen, Braug. 7, Forstinst.
- MERTENS, Dr. R., Privatdoz. (1921) . . . . . Frankfurt a. M., Senckenberg-  
Mus., Senckenberg-Anl. 28.
- \*MERTON, Prof. Dr. Hugo (1907) . . . . . Heidelberg, Philosophenweg  
Nr. 11.
- \*MEYER, Prof. Dr. Adolf, Bibliotheksrat und  
Privatdozent (1921) . . . . . Altona-Blankenese, Elb-  
chaussee 95.
- MEYER, Dr. Eckart, Inst. Pflanzenkrankh. (1933) Bonn a. Rh., Nußallee 9.
- MILOJEVIĆ, Prof. Borivoje D. (1923) . . . . . Belgrad (Jugoslavia), Neman-  
jina ul 16.
- MIRZA, Dr. M. B., Leiter Zool. Inst. Muslim  
Univ. (1938) . . . . . Aligarh (V.-Indien).

- MOHR, FrI. Erna (1917) . . . . . Hamburg I, Zool. Mus., Stein-  
torwall.
- MOSEBACH-PUKOWSKI, Fr. Dr. Erna (1933) . . Breslau 10, Friesenstr. 29.
- MOSER, Frau Dr. F. Hoppe (1911) . . . . . München, Franz-Joseph-Str.  
Nr. 19.
- \*MOSER, Prof. Dr. Joh. (1919) . . . . . Berlin.
- MUDROW, FrI. Dr. Lilly (1933) . . . . . Düsseldorf-Oberkassel, Mark-  
grafenstraße 13.
- \*MÜLLER, Geh.-Rat Prof. Dr. W. G. (1892) . . Greifswald, Roonstr. 3.
- MÜLLER, Dr. Herb. Const. (1914) . . . . . Bombay, Brit.-Indien, Post  
Box 991.
- MÜLLER, Prof. Lorenz, Hauptkonservator, Zool.  
Sammlung (1928) . . . . . München 39, Kratzerstr. 16.
- \*NACHTSHEIM, Prof. Dr. H., Inst. Vererbungs-  
forsch. (1913) . . . . . Berlin-Dahlem, Schorlemer  
Allee.
- \*NERESHEIMER, Dr. Eugen, Abt.-Vorstand an der  
Landw. Chem. Versuchsstat. (1903) . . . . . Wien IX, Borschkegasse.
- NEU, Dr. Wolfgang (1932) . . . . . Leipzig N 22, Beaumont-  
straße 13, II r.
- \*NIEDEN, Dr. Fritz (1909) . . . . . Schmalkalden (Thür.),  
Johannessgasse 13.
- NIETHAMMER, Dr. Günther (1934) . . . . . Berlin-Frohnau, Oranien-  
burgerstraße 56.
- NOLTE, Dr. Hans Werner (1938) . . . . . Tharandt (Sa.), Zool. Inst.  
Forstl. Hochschule.
- \*NOWIKOFF, Prof. Dr. M. (1923) . . . . . Prag II, U. Karlova 3.
- \*OKA, Prof. Dr. Asajiro (1896) . . . . . Tokio, Kawada-mati, Usigome.
- OKA, Dr. Hidemiti (1929) . . . . . Tokio, Zool. Laborat. Univ.
- OSTERWALD, Cand. Hans (1923) . . . . . Halle a. Saale, Schwimmer-  
weg 34.
- PÄTAU, Dr. Klaus (1937) . . . . . Berlin-Dahlem, Kais.-Wilh.-  
Inst. Biol., Boltzmannstr. 3.
- PANDAZIS, Dr. Georg (1928) . . . . . Athen, Piräusstr. 24.
- PANNING, Dr. A. (1933) . . . . . Hamburg I, Zool. Inst., Stein-  
torwall.
- \*PAPPENHEIM, Prof. Dr. P. (1906) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
lidenstr. 43.
- PARISER, FrI. Dr. Käte (1921) . . . . . Madrid 6, Mus. nacional Labor.  
Biol. (?)
- PAX, Prof. Dr. Ferd. (1924) . . . . . Breslau I, Zool. Institut, Stern-  
straße 21.
- PENNNERS, Prof. Dr. Andreas (1921) . . . . . Würzburg, Zool. Inst.
- PETERS, Dr. Hans (1933) . . . . . Münster i. Westf., Zool. Inst.
- PETERS, Dr. Nic. (1929) . . . . . Hamburg I, Zool. Mus., Stein-  
torwall.
- PETZOLD, FrI. Dr. Wiltrud (1928) . . . . . Dresden-Blasewitz, Waldpark-  
straße 1.
- PELUGFELDER, Dr. Otto, Privatdoz. (1935) . . Jena, Zool. Inst.

- PICKEN, Dr. L. F. R. (1938) . . . . . Cambridge (Engl.), Zool. Labor.
- PINTNER, Prof. Dr. Th. (1912) . . . . . Wien I, Zool. Inst. Univers.
- PLEHN, Frau Prof. Dr. Marianne, Biolog. Versuchsanstalt für Fischerei (1921). . . . . München 2 NO 6, Veterinärstraße 6.
- \*POCHE, Dr. Franz, Kustos (1911) . . . . . Wien I, Naturhist. Museum, Zool. Abt., Burgring 7.
- POHLE, Prof. Dr. Hermann (1921) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
- POPOFF, Prof. Dr. Methodi (1935) . . . . . Sofia, Biol. Inst., Postfach 330.
- PORTMANN, Prof. Dr. Adolf (1931) . . . . . Basel, Zool. Anstalt.
- \*PRATJE, Prof. Dr. Andre, Konservator (1921) . . . . . Erlangen, Anatom. Anstalt.
- \*PRELL, Prof. Dr. H., Zool. Inst., Forstl. Hochschule (1908) . . . . . Tharandt.
- PRELL, Frau Dr. A. (1921) . . . . . Tharandt.
- RADOVANOVIĆ, Dr. M. (1935) . . . . . Serajewo (Jugoslaw.), Mus.
- RAHM, Prof. Dr. Gilbert (1921) . . . . . Maria-Laach z. Z. Tokyo.
- RAMMNER, Dr. W. (1926) . . . . . Leipzig S 3, Kochstr. 60.
- RAUTHER, Prof. Dr. Max (1905) . . . . . Stuttgart O, Württ. Naturaliensammlung, Archivstr. 3.
- REBEL, Hofrat Prof. Dr. Hans, Zool. Abt., Naturhist. Mus. (1927) . . . . . Wien I, Burgring 7.
- REIBISCH, Prof. Dr. J. (1907) . . . . . Kiel, Tirpitzstr. 96.
- REICH, Dr. Hans (1934) . . . . . Stettin 1, Frauenstr. 29.
- REICHENOW, Prof. Dr. Eduard (1912). . . . . Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
- \*REICHENSPERGER, Prof. Dr. A. (1911) . . . . . Bonn, Zool. Inst.
- REINIG, Dr. W. F., Wiss. Hilfsarb. preuß. Akad. Wiss. (1930) . . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
- REISINGER, Prof. Dr. Erich (1927) . . . . . Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
- REITH, Dr. habil. F., Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928). . . . . Breslau 16, Auenstr. 4.
- REMANE, Prof. Dr. Adolf (1921) . . . . . Kiel, Zool. Inst., Hegewischstr.
- \*RENGEL, Prof. Dr. C. (1900) . . . . . Woltersdorf bei Erkner, Kalkseestr. 14.
- RENSCH, Dr. Bernh. (1923) . . . . . Münster, Westf., Mus. Naturk.
- \*RHUMBLER, Prof. Dr. L. (1893). . . . . Hann.-Münden, Veckerhagener Straße 73.
- RIETSCHEL, Dr. P. E., Ass., Zool. Inst. (1933) . . . . . Frankfurt a. M., Viktoriaallee.
- RIES, Dr. Erich (1930) . . . . . Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
- ROCH, Dr. Felix (1925) . . . . . Rovigno (Istrien), Inst. Meeresbiol.
- RODEWALD, Dr. Ludwig (1937) . . . . . Tulcea, Hydrobiol. Inst, P. A. R. i. D. (Rumänien)
- ROTMANN, Dr. Eckhard (1931). . . . . Köln, Eifelplatz, Zool. Inst.
- V. SAALFELD, Dr. E., Ass. (1936) . . . . . München 2 NW, Luisenstr. 14, Zool. Inst.



- \*SARASIN, Dr. Fritz (1890) . . . . . Basel, Spitalstr. 22.  
 SCHARNKE, Dr. Hans (1931) . . . . . München 2 NW, Zool. Inst.,  
 Luisenstr. 14.  
 SCHARRER, Dr. E. (1928) . . . . . Chicago Ill., Dept. Anat.  
 SCHAUDER, Prof. Dr. Wilhelm (1938) . . . . . Gießen, Vet. anat. Inst.  
 \*SCHELLENBERG, Prof. Dr. Adolf, Kustos (1921) . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
 lidenstr. 43.  
 SCHEURING, Prof. Dr. Ludwig, Biol. Versuchs-  
 anstalt für Fischerei (1921) . . . . . München 2 NO 6, Veterinär-  
 straße 6.  
 SCHINDLER, Dr. Otto, Zool. Staatssamml. . . . . München 2 M, Neuhauserstr. 51.  
 SCHLEIP, Prof. Dr. Waldemar (1906) . . . . . Würzburg, Zool. Inst., Rönt-  
 genring 10.  
 SCHLIEPER, Prof. Dr. Carl (1926) . . . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.  
 SCHLOTKE, Dr. Egon, Privatdoz. (1933) . . . . . Danzig-Langfuhr, Techn.  
 Hochschule.  
 SCHMEIL, Prof. Dr. O. (1906). . . . . Heidelberg, Schloß-Wolfs-  
 brunnenweg 29.  
 \*SCHMIDT, Prof. Dr. W. J. (1909) . . . . . Gießen, Zool. Inst., Fahnhoftstr.  
 SCHNEIDER, Dr. K. M., Zool. Garten (1923) . . . . . Leipzig C 1, Pfaffendorfer  
 Straße 29.  
 SCHNETTER, Dr. Martin (1936) . . . . . Freiburg Br., Zool. Inst.  
 \*SCHRÖDER, Prof. Dr. Olaw, Kustos (1906). . . . . Kiel, Zool. Mus.  
 \*SCHUBERG, Geh.-Rat Prof. Dr. A. (1890) . . . . . Stuttgart, Werastraße.  
 \*SCHUBOTZ, Prof. Dr. H. (1913) . . . . . Südwestafrika.  
 \*v. SCHUCKMANN, Reg.-Rat Dr. W., Reichsgesund-  
 heitsamt (1909) . . . . . Berlin-Dahlem, Unter den  
 Eichen 82/84.  
 SCHULZE, Prof. Dr. P. (1913). . . . . Rostock, Zool. Inst.  
 SCHWANGART, Prof. Dr. F. (1903). . . . . Gräfelfing b. München, Villa  
 Feuge, Wandlhamer Str. 25.  
 SCHWARZ, Dr. Eugen (1933) . . . . . Berlin W 35, Reichsfilmstelle,  
 Potsdamer Str. 120.  
 SCHWARZ, Dr. Fritz, Studienass. (1933) . . . . . Passau, Schillerstr. 12.  
 SEIDEL, Prof. Dr. Friedrich (1924) . . . . . Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-  
 lidenstr. 43.  
 SEIFERT, Dr. Rudolf (1934) . . . . . Greifswald, Zool. Inst.  
 SEILER, Prof. Dr. Jakob (1921) . . . . . Zürich, Anat.-physiol. Inst.,  
 Techn. Hochschule.  
 \*DE SELYS LONGCHAMPS, Dr. Marc (1911) . . . . . Brüssel, Avenue Jean Linden 61.  
 SICK, Dr. Helmut (1937) . . . . . Heidelberg, Kais.-Wilh.-Inst.  
 med. Forsch.  
 SICK, Dr. Herbert (1935) . . . . . Frankfurt M., Senckenberg-  
 Mus., Victoria-Allee.  
 SIOLI, Dr. Harald (1937) . . . . . Berlin N 65, Inst. Geschwulst-  
 krankh. Virchow-Krankenh.,  
 bis IX. 1939: São Paulo,  
 Inst. biol.

- SPEK, Prof. Dr. J. (1921) . . . . . Heidelberg, Zool. Inst.
- SPIEGEL, Dr. Arnold (1926) . . . . . Jena, Zool. Inst.
- SPREHN, Prof. Dr. med. Curt (1925) . . . . . Leipzig, Tierärztl. Inst.,  
Linnéstr. 11.
- \*SPULER, Prof. Dr. A. (1882) . . . . . ?
- STADLER, Dr. med. H. (1922) . . . . . Lohr a. Main.
- STAMMER, Prof. Dr. Hans Jürgen (1923) . . . . . Erlangen, Zool. Inst.
- STANISLAUS, Frl. Dr. Marianne (1938). . . . . München 2 M, Zool. Samml.,  
Neuhauser Straße 51.
- \*STECHE, Prof. Dr. (1907) . . . . . Leipzig, König-Johann-Str. 16.
- STECHOW, Prof. Dr. Eb. (1910) . . . . . München 2 M, Zool. Samml.,  
Neuhauser Str. 51.
- STEINBÖCK, Prof. Dr. Otto (1932) . . . . . Innsbruck, Zool. Inst., Univer-  
sitätsstr. 4.
- \*STEINER, Prof. Dr. Gotthold, Bur. Plant Ind.  
Dep. Agric. (1919) . . . . . Washington, D. C.
- STEINER, Dr. Gerolf (1933) . . . . . Karlsruhe, Kältetechn. Inst.,  
Techn. Hochschule.
- STEINIGER, Dr. F. (1934) . . . . . Berlin-Dahlem, Reichsgesund-  
heitsamt, U. d. Eichen 82/84
- \*STEINMANN, Prof. Dr. Paul (1908) . . . . . Aarau, Kantonschule (Schweiz).
- \*STEUER, Prof. Dr. Adolf (1906) . . . . . Rovigno d'Istria. Ist. Biol.  
marina.
- STIEVE, Prof. Dr. Hermann, Anat. Anst. (1923) . . . . . Berlin NW 7, Luisenstr. 56.
- \*STILES, Prof. Dr. Charles Wardell (1894) . . . . . Washington, National Mus.,  
Room 302.
- \*STITZ, Herm., Konrektor (1900) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
lidenstr. 43.
- STOLTE, Prof. Dr. Hans-Adam (1921) . . . . . Tübingen, Zool. Inst.
- STORCH, Prof. Dr. Otto (1922) . . . . . Graz.
- \*ZUR STRASSEN, Geh.-Rat Prof. Dr. (1895) . . . . . Kronberg (Taunus), Bahnhof-  
straße 4.
- STREBEL, Dr. Otto, Studienrat (1928) . . . . . Zweibrücken (Rheinpfalz),  
Wackenstr. 48.
- \*STRESEMANN, Prof. Dr. Erwin (1923) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-  
lidenstr. 43.
- \*STRODTMANN, Dr. S., Studiendirektor (1897) . . . . . Hamburg 37, Jungfrauental 17
- \*STROHL, Prof. Dr. Johannes (1909) . . . . . Zürich, Zool. Inst.
- V. STUDNITZ, Dr. Gotthilf (1933) . . . . . Halle a. S., Zool. Inst., Dom-  
platz 4.
- \*V. STUMMER-TRAUNFELS, Prof. Dr. Rud. (1926) . . . . . Graz, Zool. Inst.
- SÜFFERT, Prof. Dr. Fritz (1923) . . . . . Berlin-Dahlem, Ehrenberg-  
straße 14.
- SZIDAT, Prof. Dr. Lothar (1923) . . . . . Rossitten, Kurische Nehrung.
- THIEL, Dr. Max-Egon (1924) . . . . . Hamburg 1, Zool. Inst. u. Mus.,  
Steintorwall.
- \*THIENEMANN, Prof. Dr. Aug. (1912) . . . . . Plön, Hydrobiolog. Anst. der  
Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft

TITSCHACK, Prof. Dr. Erich (1921) . . . . .	Hamburg 1, Zool. Inst. Mus., Steintorwall.
TONNER, Dr. Friedrich (1937) . . . . .	Königsberg Pr., Physiol. Inst., Coppernicusstraße 1/2.
TRAFFMANN, Dr. Walter, Biol. Reichsanstalt (1924). . . . .	Berlin-Dahlem, Königin-Luise- Straße 19.
TROJAN, Prof. Dr. Emanuel (1921) . . . . .	Prag II, Vininča 3, Zool. Inst. d. Univ.
U. UBISCH, Prof. Dr. Leopold (1921) . . . . .	Bergen, Geofysiske Inst.
UCHIDA, Prof. Dr. Tohru (1930) . . . . .	Sapporo, Zool. Inst. Biol. Fak. Univ.
UDE, Studienrat Prof. Dr. H. (1911) . . . . .	Hannover, Sallstr. 44IIr.
UHLMANN, Prof. Dr. E. (1922) . . . . .	Jena, Phylet. Mus.
ULRICH, Dr. Hans (1936) . . . . .	Göttingen, Zool. Inst.
ULRICH, Prof. Dr. Werner (1923) . . . . .	Berlin-Dahlem, Inst. Bienen- kunde, Lentzeallee 86.
*VEJDOWSKY, Prof. Dr. F. (1900) . . . . .	Prag, Zool. Inst. d. Böhm. Univ.
*VERSLUYS, Prof. Dr. J. (1907) . . . . .	Wien I, 2. Zool. Inst., Univ.
VITZTHUM, Dr. Graf Hermann (1924) . . . . .	München, Linprunstr. 63.
VOGEL, Prof. Dr. Rich. (1914) . . . . .	Stuttgart O, Württ. Natura- liensammlung, Archivstr. 3.
VOGT, Prof. Dr. Walter (1922) . . . . .	München 2 SW, Anat. Anst., Pettenkoferstr. 11.
VOLZ, Dr. Peter (1937) . . . . .	Berlin-Spandau, Zimmer- straße 12 III.
*v. VOSS, Dr. H. E. (1911) . . . . .	Mannheim-Waldhof, Sandhofer Straße 124.
*WACHS, Prof. Dr. Horst (1919) . . . . .	Dresden-Loschwitz, Schiller- straße 41.
WAGNER, Prof. Dr. K., Herder-Inst. (1911) . .	Riga, Elisabettes iela 29.
*WAHL, Hofrat Prof. Dr. Bruno, Bundesanstalt Pflanzenschutz (1900) . . . . .	Wien II, Trunnenstr. 1.
WEBER, Prof. Dr. H. (1926) . . . . .	Münster i. Westf., Zool. Inst.
WEIGMANN, Dr. Rudolph (1924) . . . . .	Göttingen, Physiol. Inst., Burgstr. 51.
WERNER, Dr. Fritz (1924). . . . .	Frankfurt M., Univ.-Ohren- klinik, Eschenbachstraße 14.
WESTPHAL, Dr. Albert (1934) . . . . .	Hamburg 4, Tropeninstitut, Berhard-Nocht-Str. 74.
WETZEL, Prof. Dr. Arno (1923) . . . . .	Hohenstein-Ernstthal, Hans- Schemm-Schule.
WETZEL, Prof. Dr. Rudolf (1932). . . . .	Berlin NW 7, Luisenstr. 56, Tierärztl. Fak. Inst. Para- sitenk.
WEYER, Dr. Fritz (1931) . . . . .	Hamburg 4, Tropeninstitut, Berhard-Nocht-Str. 74.

- WEYRAUCH, Dr. W. (1934) . . . . . Düren (Rhld.), Schenkelstr. 1a.  
 WILKE, Dr. Dietrich (1938) . . . . . Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.  
 WOHLFAHRT, Dr. Theodor S. (1935) . . . . . Würzburg, Zool. Institut, Röntgenring 10.  
 WOLF, Dr. Ernst (1925). . . . . Cambridge (Mass.), Biol. Labor., Divinity Ave.  
 \*WOLF, Dr. Eugen (1904) . . . . . Stuttgart, Haus Himmelsburg, Obere Birkenwaldstr. 85.  
 WOLFF, Dr. med. Bruno (1922) . . . . . Neuzelle.  
 WOLFF, Prof. Dr. Max (1910) . . . . . Eberswalde, Forstakademie, Moltkestr. 19.  
 \*WOLTERECK, Prof. Dr. Richard (1897) . . . . . Ankara (Türkei), Zool. Inst., Landw. Hochschule.  
 \*WOLTERSTORFF, Dr. W., Kustos am Mus. (1890) . . . . . Magdeburg, Domplatz 5.  
 WULFF, Prof. Dr. Alfred (1921) . . . . . Helgoland, Biol. Anst.  
 WUNDER, Prof. Dr. Wilhelm (1922) . . . . . Breslau 1, Zool. Inst., Sternstraße 21.  
 WURMBACH, Prof. Dr. Hermann (1929) . . . . . Bonn, Zool. Inst.  
 ZACHER, Dr. Friedrich, Ober-Reg.-Rat i. R. (1930). . . . . Berlin-Steglitz, Zimmermannstraße 31.  
 ZANDT, Prof. Dr. Ferd. (1923) . . . . . Konstanz, Anst. f. Bodensee-forschung, Reichenaustr. 9.  
 \*ZARNIK, Prof. Dr. Boris, Morphol. Biol. Inst. Salata (1909) . . . . . Agram (Zagreb), Jugoslawia.  
 \*ZELINKA, Hofrat Prof. Dr. K. (1890) . . . . . Wien III, Siegelgasse 1.  
 ZIESKE, Dr. Robert (1936) . . . . . Passau (Bayerische Ostmark), Postfach 72.  
 \*ZIMMER, Prof. Dr. Carl (1902) . . . . . München, Daimlerstraße 10.  
 ZUELZER, Fräul. Dr. Margarete, Reg.-Rat (1921) . . . . . Berlin-Grünwald, Eichkamp 108.

### C. Außerordentliche Mitglieder.

- Biologische Station (1926) . . . . . Lunz a. See (Niederösterreich).  
 \*I. G. Farbenindustrie (1922) . . . . . Frankfurt a. M. 20, Grüneburgplatz.  
 \*FISCHER, Dr. G., Verlagsbuchhändler (1922) . . . . . Jena.  
 Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928) . . . . . Breslau 16, Auenstr. 4.  
 JACOBY, Kurt, Akad. Verlagsges. m. b. H. (1924) . . . . . Leipzig, Sternwartenstr. 8.  
 JUNK, Dr. W., Verlagsbuchhändler (1913) . . . . . Den Haag, van Bleiswijkstr. 87  
 Mus. Tier-Völkerk. (1936) . . . . . Dresden-A. 1, Ostra-Allee 15.  
 Preuß. Landesanstalt für Wasser-Poden-Luft-Hygiene (1938). . . . . Berlin-Dahlem, Wassermannplatz 1.  
 SCHWEIZERBARTSche Verlagsbuchhandlung (1904) . . . . . Stuttgart, Johannesstr. 3a.  
 Staatsbibliothek (1937). . . . . Bremen.  
 Staats- und Universitätsbibliothek (1923). . . . . Hamburg.



THOST, Dr. Robert, Verlagsbuchhändler (Gebr.

Bornträger) (1921) . . . . . Berlin-Nikolassee, An der Reh-  
wiese 14.

Universitätsbibliothek (1913) . . . . . Göttingen, Prinzenstr. 1.

Zoologisches Institut (1925) . . . . . Haale a. Saale, Domplatz 4.

Zoologisches Institut (1934) . . . . . München 2 NW, Luisenstr. 14.

Zoologisches Institut (1929) . . . . . Münster i. Westf.

Zoologisches Institut (1932) . . . . . Würzburg, Röntgenring 10.

### Postscheckkonto:

Deutsche Zoologische Gesellschaft Berlin 108191.



## 34. Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Anwesende. . . . .	5
2. Tagesordnung . . . . .	6
3. Ansprachen . . . . .	9
a) Prof. A. HASE . . . . .	9
b) Prof. W. J. SCHMIDT . . . . .	18
4. Geschäftliches . . . . .	33
a) Bericht des Schriftführers . . . . .	33
b) Nächstjährige Versammlung . . . . .	35
c) Bericht über »Tierreich« . . . . .	35
d) Bericht über »Zoologischer Bericht« . . . . .	36
e) Inhaltsangabe der Vorträge . . . . .	36

### Referate und Vorträge

(alphabetisch nach Autoren).

5. ALVERDES, F. (Marburg): Die Marburger Untersuchungen über das Lernvermögen niederer Tiere. 5 Tabellen . . . . .	37-47
27. ANKEL, W. E. (Gießen): Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. (Referat.) 69 Abb. . . . .	223-295
24. FARKAS, B. (Szeged): Zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Saccolithen der Knochenfische. 6 Abb. . . . .	193-206
13. FRITSCH, H. (Würzburg): Das »Bauen« des <i>Octopus</i> und andere Beobachtungen an Cephalopoden. 3 Abb. . . . .	119-126
31. GELEI, J. v. (Szeged): Körperbau und Erregungsleitung bei den Ciliaten . . . . .	296
8. GERSCH, M. (Leipzig): Untersuchungen über die Fortpflanzung der Dicyemiden. 3 Abb. . . . .	64-71
7. HEIDERMANN, C. (Bonn): Über die Bildung des Harnstoffs bei Kaltblütern und seine Beziehungen zur Harnsäuresynthese. 1 Abb. . . . .	55-63
6. HERTER, K. (Berlin): Beziehungen zwischen Vorzugstemperatur und Hautbeschaffenheit bei Mäusen. 6 Abb. . . . .	48-55
26. HIRSCH, G. C. (mit BRETSCHNEIDER und DUYVENÉ DE WIT, Utrecht): Die Arbeitsphasen der Follikelzellen des Bitterlings. Der Einfluß des Ovariums auf das Auswachsen der Legeröhre. 5 Abb. . . . .	216-222
19. KEIL, A. (Berlin): Über Unterschiede der Doppelbrechung und des Feinbaues im Säugerdentin, gezeigt am Beispiel von Mensch und Nagern. 8 Abb. . . . .	163-170

18. KESSEL, E. (Gießen): Beobachtungen an <i>Eupagarus</i> -Wohngehäusen mit <i>Hydractinia</i> -Bewuchs. 7 Abb. . . . .	154-163
11. KOCH, A. (Breslau): Die Bakteriensymbiose der Termiten. 7 Abb. . . . .	81-90
29. KRUMBIEGEL, I. (Dresden): Physiologisches Verhalten als Ausdruck der Phylogenese (nur Titel) . . . . .	295
16. KRÜGER, FR. (Münster W.): Neue Versuche über die Bedeutung des Haemoglobins im Blute des Regenwurmes. 1 Abb. . . . .	141-146
15. KÜHL, W. (Frankfurt M.): Bewegungsvorgänge am Blaufelchenei. (Film.) . . . . .	137-140
23. LUDWIG, W. (Halle): Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Evolution auf theoretischer und experimenteller Basis . . . . .	182-193
10. MAHDIHASSAN, S. (Leipzig): Untersuchungen über zwei Sorten von Stocklack. 10 Abb. . . . .	73-81
30. MERKER, E. (Gießen): 3 Fälle verschiedener Lichtdurchlässigkeit der Augenlinsen bei Wirbeltieren (nur Titel) . . . . .	296
20. MIRZA, M. B. (Aligarh): Behandlung des Medina-Wurmes in Indien (Film) . . . . .	170-172
17. NOLTE, H. W. (Tharandt): Die Legeapparate der Dorcatominen (Anobiidae) unter besonderer Berücksichtigung der symbiontischen Einrichtungen. 5 Abb. . . . .	147-154
28. PETERS, N. (Hamburg): Walfang und Walbiologie (nur Titel) . . . . .	295
14. PFLUGFELDER, O. (Jena): Farbveränderungen und Gewebsentartung nach Nervendurchschneidung und Exstirpation der <i>Corpora allata</i> von <i>Dirippus morosus</i> . 10 Abb. . . . .	127-137
21. REICHENOW, E. (Hamburg): Entwicklungsgeschichte und verwandtschaftliche Beziehungen der Piroplasmen . . . . .	172-178
25. RODEWALD, L. (Tulcea): Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der Gastrotreichenfauna Dobrogea's (Rumänien) . . . . .	206-216
12. STAMMER, H. J. (Breslau): Ziele und Aufgaben tiergeographisch-ökologischer Untersuchungen in Deutschland (Referat) . . . . .	91-119
22. STANISLAUS, M. (München) u. BÖHME, W. (Rostock): Röntgenkinematographische Studien über Vogelatmung. 1 Abb. . . . .	179-182
9. STOLPE, M. (Berlin): Zeitlupenfilm über den Schwirrflug der Kolibris (Film) . . . . .	71-73
32. WETZEL, R. (Berlin): Über die Entwicklung der 4. Larve von <i>Strongylus equinus</i> (nur Titel) . . . . .	296
33. Mitgliederverzeichnis. Postscheckkonto . . . . .	297-211
34. Inhaltsverzeichnis . . . . .	313-314



*Soeben erschien:*

# Periodica Zoologica

**Abkürzungsverzeichnis  
der wichtigsten Zeitschriften-Titel aus dem Gebiet  
der Zoologie und ihrer Grenzgebiete**

Bearbeitet von

**Prof. Dr. C. Apstein und K. Wasikowski**

**1938. IV, 82 Seiten. Preis kart. RM. 6.—**

Das vorliegende Kürzungsverzeichnis bringt die Abkürzungen der biologischen, zoologischen, medizinischen Zeitschriften einschließlich der Grenzgebiete. Das Verzeichnis umfaßt etwa 3000 Titel; Ausgangspunkt für die Zusammenstellung waren die Literaturzitate im „Bronn“, die dann durch Aufnahme der Literatur in „Tierreich“ und „Nomenclatur“, des „Zoologischen Berichtes“, der Bücherei des Zoologischen Museums in Berlin sowie anderer Bücherkataloge erweitert und vervollständigt wurden.

Die Kürzungen sind denen der bisherigen Kürzungslisten, der „World List“, und der „DIN 1502, Zeitschriftenkurztitel. Internat. Regeln für die Kürzung der Zeitschriften-titel“ möglichst angepaßt worden. Die Liste ist alphabetisch nach den Kürzungen geordnet. Außer den Periodica sind einige große Werke, namentlich Expeditionswerke, die häufig zitiert werden, aufgenommen; zur Kennzeichnung sind sie in Kursivdruck gegeben.

Dieses Verzeichnis gehört in die Hand jedes Zoologen und Anatomen und ist *für die Abfassung von Manuskripten* wissenschaftlicher Arbeiten unentbehrlich, damit auch auf diesen Arbeitsgebieten die Literaturkürzungen nunmehr vereinheitlicht werden.

---

**Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig**

**Soeben erschien:**

# HANDBUCH DER DEUTSCHEN V O G E L K U N D E

Im Auftrag der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft

herausgegeben von

**Günther Niethammer**

## **Band II:**

**Pici, Macrochires, Upupae, Meropes, Halcyones,  
Coraciae, Caprimulgi, Striges, Cuculi, Accipitres,  
Gressores, Phoenicopteri, Steganopodes, Anseres**

Mitarbeiter: L. v. Boxberger / H. Dathe / Wd. Eichler / H. Frieling  
H. Hildebrandt / H. Kummerlöwe / W. Meise / J. Steinbacher / E. Stresemann

1938. X, 545 Seiten, Mit 2 Farbtafeln und 9 Abbildungen

Preis RM. 15.—, Lw. RM. 16.80

*In dem vorliegenden 2. Band des von der Fachkritik als Standardwerk der Deutschen Vogelkunde bezeichneten Handbuches, dessen 1. Band 1937 erschien, werden etwa die Hälfte der Non-Passerres behandelt. Ein 3. Band, der Mitte 1939 erscheinen wird, schließt das Werk ab.*

## **Aus Besprechungen des ersten Bandes:**

Dieses Buch ist das beste Werk, das für den Vogelfreund augenblicklich vorhanden ist. Das Werk enthält in Kürze alles, was man sonst in verschiedenen Büchern zusammensuchen müßte, dazu ist es auf den neuesten Stand der Vogelforschung auf allen Gebieten gebracht. . . Hier bietet sich für viele Vogelfreunde, denen bisher der Überblick und die Literaturkenntnis fehlte, Gelegenheit, an der Lösung bestimmter Aufgaben mitwirken zu können.

*Löhrl in „Veröff. der württ. Landesstelle für Naturschutz“, Heft 14, 1938*

Es ist das gründlichste und in vieler Hinsicht neuzeitlichste unter allen derzeit über europäische Länder erschienenen Handbüchern und ein schönes Zeugnis nicht nur für den gegenwärtigen Hochstand der Vogelkunde, sondern auch für die Umsicht und Sorgfalt des Verfassers und seiner zahlreichen Mitarbeiter.

*E. Stresemann in „Ornithologische Monatsberichte“, 45. Jg. Nr. 4, 1937*

In der Überzeugung, daß der „Niethammer“ in kurzer Zeit das vogelkundliche Lehrbuch, Nachschlagewerk und Vorbild für alle ähnlichen Arbeiten sein wird, das in keiner noch so kleinen ornithologischen Bücherei fehlen kann, sehen wir mit Spannung dem Erscheinen des II. Bandes des Handbuches der Deutschen Vogelkunde entgegen, das für immer ein Ruhmesblatt deutscher wissenschaftlicher Arbeit zu werden verspricht.

*J. Steinbacher in „Naturdenkmalpflege u. Naturschutz“, Heft 33, 1937*

---

**Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig**